



TARTU RIIKLIK ÜLIKOOOL

E. VASAR

RETSEPTSIOON

Mikk
Järvisson

TARTU 1980

TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL

Füsioloogia kateeder

E. V a s a r

RETSEPTSIOON

Õppevahend arstiteaduskonna üliõpilastele

TARTU 1980

Kinnitatud arstiteaduskonna nõukogus
16. septembril 1980

I. RETSEPTSIOONI ÜLDISED ALUSED

1. Meeleelundite füsioloogiline tähtsus

Elusorganismide eksisteerimine eeldab pidevat informatsiooni sise- ja väliskeskkonna seisundist ning nendes toimuvatest muutustest. Mida kiiremini ja täpsemalt saab organism vajalikku informatsiooni, seda täielikumalt kulgevad tema kohastumisreaktsioonid. Informatsiooni edastajateks välis- ja sisekeskkonnast on retseptsioonielundid, mis reageerivad kõikvõimalikele ärritustele. Retseptsioonielundeid nimetatakse ka meele- ehk tundeelunditeks, kuna nende kaudu vahendatud erutus valandab suuraju koostis aistingud, tajud ja kujutlused, s.o. välismaailma peegelduse mitmesugused subjektiivsed vormid. Retseptsiooni teel saadud informatsioon tagab nii lihtsamad regulatiivsed reaktsioonid kui ka väga keerukad käitumisaktid ja psüühilise tegevuse. Juba I.M.Setšenov märkis oma teoses „Peaaju refleksid“ (1863), et psüühilised aktid ei saa väljenduda teadvuses ilma välise meelelise ärritusega. Erinevalt kehavälistele mõjustustele reageerivatest retseptoritest ei põhjusta siseelundite retseptoritest saabuvad erutusimpulsid psüühilisi nähtusi, vaid kutsuvad esile tingimatuid reflekse ainevahetuse, hingamise, südamegevuse, vererõhu jne. iseregulatsiooniks. Saabudes suuraju koorde, muudavad siseelundeist vallandunud impulsid selle funktsionaalset seisundit ning ainult väga märgatavate talitluse muutuste või häirete puhul võivad tekkida nn. tumedad aistingud (I.M.Setšenov) - nälg, janu, jne. Seega tervel inimesel ei ole siseelundite retseptoritest vallanduvad impulsid aistingute tekkimise ja teadvuse kujunemise aluseks.

2. Meeleelundite tekkimine ja arenemine

Fülogeneesi käigus tekkisid organismide katteepiteelilised rakud, mis reageerisid välismõjustustele ja olid nende suhtes kõrgenenud ärritatavusega. Madalamal arengutasemel reageerisid need rakud väga mitmesuguse kvaliteediga ärritustele. Edasises arengus toimus nende spetsialiseerimine sõltuvalt paigutusest or-

ganismis. Näiteks suuõõne ja seedetrakti rakud hakkasid vastu võtma toidu keemilisi ärritusi, kuna kombitsates paiknevad rakud kohandusid mehhaaniliste ärrituste vastuvõtmiseks.

Retseptorite fülogeneetiline areng oli tingitud ärritajate bioloogilisest tähendusest, s.o. nende tähtsusest organismi kohastumises pidevalt muutuvate olelustingimustega. Näiteks reageerib koer juba orgaaniliste hapete tühistele kontsentratsioonidele, mis eritatakse loomade poolt (jälgede lõhn), kuid eristab samal ajal väga halvasti taimede aromaatsaid lõhnu, kuna nendel pole tema jaoks bioloogilist tähtsust. Evolutsiooni käigus arenesid meeleeelundid tihedas seoses elusorganismide liikumisega mitmesuguste objektide suunas või nendest eemale.

Seega iseloomustavad meeleeelundite fülogeneetilist arengut järgmised asjaolud: 1) meeleeelundite erutuvuse tunduv kõrgenemine, mis märgatavalt ületab närvikiudude erutuvuse; 2) nende kohandumine teatud kindlale ärritusele reageerimiseks, nagu keemilised ja mehhaanilised ärritused, elektromagneetilised võnkumised, helid jne.

3. Leninlik peegeldusteooria ja sensoorsete süsteemide talitlus

Meeleeelundite ehk sensoorsete süsteemide talitluse uurimine on väga tihedalt seotud marksistliku-leninliku metodoloogia küsimustega. Sensoorsed süsteemid on selleks materiaalseks aluseks, mis on vajalik aistingute tekkimiseks.

V.I.Lenin näitas, et meie aistingud, s.o. välismaailma kujundid, on tekkinud nende asjade (esemete) mõju tagajärjel meie meeleeelunditele. Seega aistingud kujutavad endast välismaailma asjade subjektiivset peegeldust. V.I.Lenini järgi pole aistingud mitte märgid, sümbolid või hieroglüüfid, vaid peegeldatud esemete koopiad. Märgid, sümbolid ja hieroglüüfid, olles tinglikud tähistused, ei eelda vastavust reaalsete objektidega.

Koopia on aga alati täielikus vastavuses peegeldatava objektiaga, s.o. objektiivse, väljaspool meid eksisteeriva reaalsusega. Seda kinnitab tõe kriteerium - praktika.

Välismaailma ja selle objektide tunnetamise protsess ei piirdu inimesel ainult lihtsate aistingutega, sest need on lahutamata seotud mõtlemisega. V.I.Lenini järgi on tunnetus looduse peegeldamine inimese poolt. Kuid see pole lihtne, vahetu peegeldus, vaid ahel protsessidest, mis on seotud abstraktsiooni-

dega, mõistete moodustamisega, seaduste avastamisega jne. See- ga kulgeb töö tunnetamine meeleliselt kaemuselt abstraktsele mõtlemisele ja mõtlemiselt praktikasse. Praktika, kontrollides pidevalt objektiivse reaalsuse peegelduse õigsust meie tead- vuses, evib suurt tähtsust väliskeskkonna (looduse) ettekavat- setud mõjustamises, mis on omane ainult inimesele. Seejuures inimene ei kasuta mitte ainult isiklikku praktikat, mis on saa- dud individuaalse kogemuse teel, vaid ka eelkõige seda prakti- kat, mis on saavutatud kogu inimkonna ühiskondlik-ajaloolise arengu käigus. Seetõttu inimese meeleelundid (sensoorsed süs- teemid) peegeldavad välismaailma palju sügavamalt ja täieliku- malt kui loomade meeleelundid, kelle välismaailma peegeldus jääb meelelisele tasemele.

4. Füsioloogilise idealismi kriitika leninliku peegeldusteooria alusel

Retseptorite ja kesknärvisüsteemi funktsionaalse seisundi muu- tustele võivad kaasuda normaalse retseptsiiooni häired (hallut- sinatsioonid, illusioonid jne.), kuid need kõrvalekalded ei sea kahtluse alla välismaailma peegeldamise õigsust inimese ais- tingutes ja mõtetes. Inimese tajude ja tema mõtlemise tõesust kontrollitakse ja kinnitatakse pidevalt ühiskondliku praktikaga. Meeleelundite tegevuse pidev kontroll toimub ka indivi/uaalses praktikas. Suur tähtsus meeleelundite tegevuse kontrollis on sensorsete süsteemide vastastikusel mõjustamisel, mida uuris juba I.M.Setšenov. Näiteks ruumi, esemete suuruse ja nende lii- kumise tajumine toimub samaaegselt nägemis-, lihasetunde- ja kompimisaistingute vahendusel. Seepärast ühe meeleelundi rivist väljalangemisel või selle talitluse häirumisel kontrollitakse tunnetuse õigsust ja vastavust objektiivse reaalsusega normaalselt funktsioneerivate meeleelunditega. Kokku võttes saadakse looduse uurimisel ikka enam ja enam uusi teadmisi tegelikkus- sest, mis on seotud loodusteaduse enese ja tehnika edusammude- ga. Ühiskondliku töö praktika mitte ainult ei kinnita välis- maailmast saadud teadmiste tõesust, vaid on samal ajal objek- tiivse reaalsuse tunnetamise peamiseks vahendiks.

Inimese teadvus formeerub ühiskondlikus tootmises, mis ei pee- gelda mitte ainuüksi välismaailma, vaid võimaldab seda ka ini- mese poolt tunnetatud arenguseaduste alusel ümber kujundada. Meeleelundite füsioloogia on olnud aegade jooksul pidevalt ma-

terialismi ja idealismi vahelise võitluse tandriks. Möödunud sajandi teise veerandi algul formuleeris J.Müller oma nn. tun-
deeldundite spetsiifilise energia seaduse, mis seisnes selles, et igale nii adekvaatsele kui ka inadekvaatsele ärritusele annab meeleeldund ainult temale omase aistingu. Vastuolus tege-
likkusega tegi J.Müller ebaõige, idealistliku, agnostitsismi viiva järelduse, et reaktsiooni iseloom oma olemuselt ei sõltu ärritajast, vaid organismi peidetud erilisest energiast. Ta märgib, et aju ise „valgustab“, „heliseb“, „kompleb“ jne. Järelikult eitab J.Müller välismaailm objektiivset eksisteerimist ja selle tunnetatavust peaaegu vahendusel.

Füsioloogilised idealistid arvavad, et aistingud on ainult ümb-
ritseva maailma märgid, sümbolid. Ka H.Helmholtz märkis, et meie aistingud on ainult väliste objektide märgid, millel pole mingit samasust objektiivse reaalsusega. Selle eitamine, et meie aistingud on objektiivse reaalsuse koopiad, viib vältima-
tult järeldusele, et asjade tõeline loomus on tunnetamatu, mis ongi iseloomulik agnostitsismile.

5. Pavlovlik ettekujutus analüsaatoritest.

Struktuuride süsteem, mis on vajalik informatsiooni edastami-
seks, koosneb kolmest osast: 1) vastuvõttev ehk retseptoorne osa, 2) juhteosa, mis koosneb aferentsetest neuronitest kesknärvisüsteemi mitmesugustel tasanditel, 3) kortikaalne osa e. analüsaatori kortikaalne esindus (projektsioonitsoon). Rõhuta-
des kõigi nende osade vajalikkust sise- ja väliskeskonna mõ-
justuste vastuvõtmisel, nimetas I.P.Pavlov meelelundeid analüsaatoriteks. Kuid see termin väljendab ainult osaliselt mee-
leeldundite poolt täidetavat funktsiooni, sest sise- ja välis-
keskkonnast ärritusi vastuvõtvates aparaatides toimuvad kõrvu-
ti analüüsiga keerukad sünteessiprotsessid. Seetõttu on viima-
sel ajal leidnud analüsaatorite kõrval kasutamist termin „sen-
soorsed süsteemid“. Seni pole ükski käibel olevatest termini-
test saanud ainuvalitsevaks, mistõttu meditsiinilis-bioloogi-
listes ja psühholoogilistes distsipliinides kasutatakse termi-
neid „meeleeldundid“, „analüsaatorid“ ja „sensoorsed süsteemid“
võrdväärset.

6. Analüsaatorite retseptoorne osa.

6.1. Retseptorid ja nende klassifikatsioon

Retseptoriteks võivad olla aferentsete närvikiudude algusosad, närvirakud või elundid, mis reageerivad keskkonna teatud mõjustustele (ärritustele) ning transformeerivad ärritused spetsiifilisteks erutusprotsessideks, s.o. aktsioonipotentiaalideks. Retseptoreid on võimalik jaotada nelja põhirühma, mis omakorda jagunevad veel alarühmadeks. Nii eristatakse fotosensitiivseid, mehhanosensitiivseid, kemosensitiivseid ja termosensitiivseid retseptoreid.

Fotosensitiivsed retseptorid paiknevad silma võrkkestas kepikeste ja kolvikestena. Nad sisaldavad valgustundlikke fotopigmente, mis absorbeerivad neile sattunud valguskvante. Seejuures vallandub vähem kui 1 ms vältel termiline reaktsioon, mis muudab rakumembraanipotentiaali ning vallandab retseptoris erutuse. Võrkkesta (retina) retseptorite erutuvus on niivõrd kõrge, et absoluutses pimeduses ja läbipaistvas atmosfääris (ideaalne vaakum) võib 10 W taskulampi näha sisselülitatult 25 km kauguselt.

Mehhanosensitiivsed retseptorid on levinud organismis laialdaselt. Näiteks nahas leidub neid kas vabalt lõppevate või nn. satelliitrakkudega seotud närvikiududena, mis osalt ümbritsevad ka karvafollikuleid. Nad esinevad veresoonte, sooletrakti ja hingamisteede seintes ning pleuras ja mesenteeriumis. Eri rühma moodustavad skeletilihaste lihasekäävide primaarsed ja sekundaarsed lõpmed, samuti kõõlustes ja liigesekihnudes paiknevad mehhanoretseptorid. Nende retseptorite adekvaatseks ärritajaks on kas puhkeolek või rakumembraani mõne osa deformatsioon rõhu, venituse, painutuse või puudutuse tagajärjel. Deformatsiooni tagajärjel muutub rakumembraani läbilaskevõime üheväärsete katioonide suhtes, mis põhjustab membraanipotentiaali kõikumise. Ka tasakaaluelundi ja kuulmiselundi retseptorid on mehhanoretseptorid. Need rakud on varustatud peente karvakeste ehk ripsmetega, mille kõrvalpainutamine või puudutamine kutsub esile elektrilise potentsiaali tekke, viies raku erutusseisundisse.

Kemoretseptorid on samuti organismis laialdaselt levinud. Nende adekvaatseks ärritajaks on neid ümbritseva keskkonna keemilise või füüsikalise-keemilise iseloomuga muutus. Selle aluseks

on retseptoriraku membraani struktuuride reageerimine nendega kontakteeruvate molekulidega, mis viib membraani molekulide konformatiivsetele ja raku ainevahetuse muutusele ning koos sellega ka membraanipotentsiaali nihkele permeaabluse suurenemise tõttu üheväärsete katioonide suhtes. Südames, aordis, kaarootissiinuses, sooletraktis, neerudes, lihastes ja ajukelme-tes leiduvate organismi homöostaasi tagavate kemoretseptorite kõrval esinevad suu- ja ninaõõnes erilised kemoretseptorid, mis reageerivad väliskeskkonnast pärinevatele mõjustustele (maitsmis- ja haistmisretseptorid). Need retseptorid on erakordselt kõrge tundlikkusega. Inimesele, kes kuulub mikroosmaatikute hulka, on küllaldane 10 molekuli merkaptani iga retseptori jaoks selleks, et neid retseptoreid erutusseisundisse viia. Kemoretseptorite puhul ei saa läviärritust iseloomustada minimaalse energiaga, vaid selleks tuleb kasutada kas molekulide minimaalset kontsentratsiooni või gaaside (O_2 , CO_2) rõhu muutust.

Termoretseptoreid leidub eriti nahas ning suu ja keele limaskestas. Nad reageerivad eelkõige temperatuuri muutustele. Eristatakse külma- ja soojaretseptoreid. Mõlemate tundlikkus on väga kõrge, näiteks temperatuuri kiire tõus $0,2^{\circ}C$ võrra põhjustab aktsioonipotentsiaalide sageduse suurenemise 10 Hz võrra. Termoretseptoreid leidub ka organismi sisemuses, nagu mitmesugustes elundites, veenide seintes, seljaajus ja isegi peaaigus, kus paiknevad ka termoregulatsiooni keskused.

Retseptorite klassifikatsiooni aluseks võib olla terve hulkeisi asjaolusid. Retseptorid, mis paiknevad keha pinnal ja reageerivad väliskeskkonna muutustele ning mõjustustele, nimetatakse eksteroretseptoriteks. Organismi sisemuses paiknevaid mehhaanilisi ja keemilisi muutusi transformeerivad retseptorid on tuntud interoretseptoritena. Viimaste erirühma moodustavad proprietretseptorid, mis asuvad lihastes ja kõõlustes ning eru-
tuivad gravitatsioonijõu ja keha liikumise mõjul.

Vastavalt sellele, kas mõjustust toimivad retseptoritele teatud kaugusest või vahetult, eristatakse distsants- ja kontaktretseptoreid. Distsantsretseptorid võtavad ärritusi vastu kas vähemast või suuremast kaugusest (silm, kõrv, haisteelund). Kontaktretseptorid reageerivad vahetule mõjustusele (maitsmis-, puute- ja proprietretseptorid). Soojale ja külmale reageerivad retseptorid võivad kuuluda nii esimesse kui ka teise rühma. Si-

seelundite retseptorid kuuluvad kontaktretseptorite hulka. Aistingute modaalsuse järgi võime rääkida nägemis-, kuulmis-, haistmis-, maitsmis-, puute-, sooja-, külma-, asendi- ja valu-retseptoritest.

6.2. Adekvaatsed ja inadekvaatsed ärritajad.

Meeleelundid on F.Engelsi määrangu järgi peaaegu relvad, millega tunnetatakse välismaailma, kuna viimase peegeldumine peaaigus saab toimuda ainult ekstero- ja proprioretseptorite vahendusel. Seega osutub nende retseptorite ärritus välismaailma (objektiivse reaalsuse) tunnetamise esimeseks lüliks. Iga retseptori ärritamine kutsub esile kindla iseloomuga aistingu. Näiteks silma fotoretseptorite ärritamisel tekib nägemisaisting, maitseretseptorite ärritamisel maitseaisting jne. Iga aisting võib koosneda paljudest erinevatest kvaliteetidest. Näiteks silma ärritamisel võivad tekkida nii valgusaistingud kui ka värvusaistingud, maitseretseptorite ärritamisel võivad vallanduda magusa, hapu, mõru ja soolase aistingud. Aistingud kutsutakse esile välismaailma mõjustuste poolt, mis eksisteerivad väljaspool meid ja meist sõltumata, kusjuures iga teatud liiki retseptori ärritamine toimub materia kindla liikumisvormi poolt. Seepärast on retseptorite iga liigi jaoks oma spetsiifiline ärritaja, mille suhtes vastavatel retseptoritel on eriti madal ärrituslävi, s.o. kõrge tundlikkus. Silma jaoks on spetsiifilisteks ärritajateks valguslained (elektromagneetilised lained pikkusega ~~400-700~~ nm), kõrvale helilained, maitsmisretseptoritele - teatud keemilised ained.

Retseptori jaoks spetsiifilisi ärritajaid, mille toime vastuvõtmiseks retseptor on fülo- ja ontogeneesi käigus kohastunud, nimetatakse adekvaatseteks ärritajateks. Kõik ülejäänud ärritajad kuuluvad mitte- ehk inadekvaatsete ärritajate hulka, mille toime vastuvõtmiseks retseptor pole kohastunud. Inadekvaatsed ärritajad toimivad ebaharilikul viisil, on väga tugava toimega ja vallandavad ainult mõningase osa adekvaatse ärrituse puhul saadavast aistingust. Nende hulka kuuluvad mehhaanilised, elektrilised, keemilised jt. ärritajad. Näiteks võrkkesta või nägemisnärvi mehhaaniline ärritus põhjustab ebamäärase valgusaistingu - fosfeeni (hele valgussähvak), millel pole konkreetset sisu võrreldes adekvaatse ärritaja toimel saadud aistinguga. Sisekõrva elektrilisel ärritamisel võib saada olematu mü-

ra- ja liikumisaistinguid, trummikeeliku (chorda tympani) elektrilisel ärritamisel võib vallanduda mingi maitseaisting. Adekvaatsete ja inadekvaatsete ärritajate poolt esilekutsutud aistingud pole võrdsustatavad, kuna esimesel juhul on tegemist kindla ja konkreetse sisuga. Peale selle on erutuvus spetsiifiliste adekvaatsete ärritajate korral palju kordi kõrgem kui inadekvaatsete ärritajate puhul. Oluliste erinevuste mitteamestamine adekvaatsete ja inadekvaatsete ärritajate retseptorites resultaattides viiski J.Mülleri eespool mainitud füsioloogilisse idealismi, agnostitsismi.

6.3. Läviärritus

Kõikide analüsaatorite retseptorite tähtsaimaks iseärasuseks on nende kõrge tundlikkus adekvaatsete ärritajate suhtes. Adekvaatse ärritaja puhul tekib erutus retseptorites ka siis, kui ärritaja toime on väga nõrk. Näiteks võib silma võrkkesta retseptorites tekkida erutus valgusenergia toimel, mis võrdub ainult $2,5 \cdot 10^{-10}$ erg/s. Et 1 ml vett soojendada 1° C võrra, on tarvis niisuguses koguses olevat energiat koguda 60000 aasta vältel. Sisekõrva helitundlike retseptorite ärrituslävi on samuti madal - $1,6 \cdot 10^{-11}$ erg/s.

Paljude retseptorite kõrge erutuvus on tingitud nende rakumembraanide omapärast, mis on tundlikud adekvaatsete ärrituste suhtes. Vastavate ärritajate toimel retseptori membraani läbilaskevõime ühevalentsete katioonide suhtes tõuseb, mis põhjustab üsna hõlpsasti retseptoriraku depolarisatsiooni ning ühes sellega ka erutuse tekke.

Ärrituslävi ei ole püsiv suurus, kuna retseptorite ja sensoorse süsteemi neuronite erutuvus võib märgatavalt kõikuda märgenenemise kui ka madaldumise suunas. See on tingitud asjaolust, et kõrgemad närvikeskused võivad reguleerida vastavalt olukorrale aferentsete neuronite, samuti retseptorite erutuvust kesknärvisüsteemi kõikidel tasanditel. Näiteks kesknärvisüsteemi pidurduse korral, mida täheldatakse kohe pärast und või tunduva väsimuse puhul, on ärrituslävi tavaliselt kõrgem. Vastupidi, kui sensoorse süsteemi närvikeskused viibivad kõrgenenud erutuvuse seisundis, on ärrituslävi madalam. Retseptorite eneste erutuvus võib muutuda veelgi suuremas ulatuses (näiteks fotoretseptorite puhul isegi kuni kümneid tuhandeid kordi).

Absoluutse ärritusläve kõrval, mis iseloomustab erutuse esile-

kutsumiseks vajalikku minimaalset energiat, uuritakse sensoorsete süsteemide füsioloogias diferentseerimis ehk eristuslääve, s.o. sellist minimaalset erinevust kahe eri tugevusega ärrituse vahel, mida indiviid on võimeline eristama. Selliseks läveks on minimaalne tajutav erinevus rõhkude, venituste, valguskiirguste, värvitoonide, objektide suuruste, liikumiskiiruste, helikõrguste, kiirenduste jne. vahel.

6.4. Erutuse tekkimise mehhanism retseptorites

Ärritust vahetult vastuvõttev retseptor töötab kui muundaja, mis muudab ühe energialiigi teiseks, s.o. elektriliseks potentsiaaliks, mis ongi informatsiooni kandja. Muundamine ehk transformatsioon toimub kaheastmeliselt.

Esimesel astmel seisneb transformatsioon selles, et vastuseks ärritusele toimub ärritust vastuvõtvas retseptorirakus või afferentse närvikiu lõpmes membraanipotentsiaali (puhkeolekupotentsiaali) nihe, mis kutsub esile retseptori- ehk generaatorpotentsiaali. Selle amplituud ja kestus sõltub võrdeliselt ärrituse tugevusest ja kestusest. Ärritus põhjustab rakumembraani permeaabluse tõusu naatrium- ja kaaliumioonide suhtes. Niinimetatud naatriumpatarei elektromotoorne jõud (E_{Na}) on negatiivne membraani sisepinnal, nn. kaalumpatarei elektromotoorne jõud (E_K) aga membraani välispinnal. Kui membraan muutub läbitavaks mõlemale ioonile, põhjustab retseptoriraku membraani osaline depolarisatsioon generaatorpotentsiaali. Membraani depolarisatsioonist sõltub võrdeliselt ärrituse tugevusest. Keskmise intensiivsusega ärrituse korral ulatub depolarisatsioon 10 mV-ni, millega saavutatakse aktsioonipotentsiaali vallandamiseks vajalik hüpopolarisatsiooni tase.

Teise astme transformatsioon kujutab endast aktsioonipotentsiaali vallandamist generaatorpotentsiaali poolt, kuna viimane pole ise leviv. See, nn. generaatorvool on seda tugevam, mida ulatuslikum on depolarisatsioon, s.o. ärritusest tabatud membraani läbilaskevõime suurenemine. Mõlemad korreleeruvad ärritaja tugevusega. Generaatorvool põhjustab membraani depolarisatsiooni ning aktsioonipotentsiaali tekke membraani teatud kriitilisel hüpopolarisatsiooni tasemel. Aktsioonipotentsiaalide hulk ajas on lineaarses korrelatsioonis generaatorpotentsiaali amplituudi ja generaatorvoolu tugevusega (joon. 1 ja 2, Füsioloogia õppetabelid I).

7. Analüsaatorite juhteosa

Subjektiivsete aistingute aluseks on kesknärvisüsteemis kulgevad objektiivsed protsessid. Retseptorid transformeerivad ärrituse närviimpulssideks, mis aferentsete närvide kaudu suunduvad kesknärvisüsteemi. Viimases toimuvad erutavate ja pidurdavate sünapside kaudu arvukad neuraalsed ümberlülitused, mille tulemuseks on sensoorse informatsiooni integratsioon. Teadvuslikud aistingud ja tajud tekivad sellise integratsiooni tagajärjel ainult väikeses osas kesknärvisüsteemist. Suur osa aferentsest informatsioonist jääb alateadvusse.

Kesknärvisüsteemi aferentseid süsteeme võib funktsionaalselt ja arengulooliselt jaotada spetsiifilisteks ja mittespetsiifilisteks. Somaatilise-vistseraalse tundlikkuse osas nimetatakse neid vastavalt lemniskuss- ja ekstralemniskussüsteemiks.

Lemniskussüsteem on fülogeneetiliselt noorem. Ta koosneb keha osade projektsioonidest suuraju koore kontralateraalsetes somatosensorsetes väljades. See projektsioon toimub peamiselt seljaju tagumise väädi, selle tuumade ja kolmiknärv (trigemini) sensoorsete tuumade kaudu läbi taalamuse ventrobasaalsete tuumade suuraju koorde. Ka tractus neospinothalamicus seljaju eesmises-külgmises väädis arvatakse lemniskussüsteemi. Kokku on selles süsteemis ainult kolm sünaptilist ümberlülitust. Lemniskussüsteemile on eriti iseloomulikuks tunnuseks keha osade topoloogiline projektsioon kõigis etappides, mida nimetatakse somatotoopiaks. Lemniskussüsteemi aferentsed impulsid pärinevad eelkõige naha tundlikest mehhanoretseptoritest, arvatavasti ka termoretseptoritest ning III ja IV rühma naha- ja vistseroaferentidest (joon. 3).

Ekstralemniskussüsteem on fülogeneetiliselt lemniskussüsteemist vanem. Tema osad on vähem defineeritavad, mistõttu ka mõnevõrra vähem uuritud. Ta tagab keha osade ühendamise seljaju tagajuurte, kolmiknärv spinaalse tuuma, propriospinaalsete teede, ajutüve retikulaarformatsiooni ja taalamuse mittespetsiifiliste tuumade kaudu suuraju koorega. Erinevalt lemniskussüsteemist on siin hulgaliselt sünaptilisi ümberlülitusi, millel puudub kindel somatotoopia (s.o. ruumiline täpne lokaliseerimine ning projektsioon). Seetõttu nimetataksegi seda süsteemi suuraju koore suhtes difuusseks mittespetsiifiliseks süsteemiks.

7.1. Spinaalse taseme organisatsioon

Dermatoom. Naha aferendid saavad seljaajju tagajuurte kaudu koos lihaste, liigeste ja siseelundite (vistseraalsete aferentidega). Seejuures on tegemist nende ruumilise (topoloogilise) paigutusega. Iga tagajuure aferendid pärinevad kindlast nahapiirkonnast, mida nimetatakse dermatoomiks. Osa aferente võib pärineda ka naaberdermatoomidest, s.o. innervatsioonialad võivad osaliselt kattuda (joon. 4).

Segmentaarne ümberlülitus. Naha ja vistseraalsed aferendid on sünaptilises ühenduses tagasarve neuronitega, mille kaudu toimuvad segmentaarsed motoorsed ja sümpaatilised refleksid. Lükesed aksonid valgeolluses (propriospinaalsed teed) on ühenduses ka naabersegmentidega. Pikad ülenevad teed ühendavad tagasarve kesknärvisüsteemi supraspinaalsete keskustega (joon. 5). Tagasarve neuronid. Mikroelektroodide abil on kindlaks tehtud, et tagasarve neuroneid võib aferentse modaalsuse alusel jaotada kolme rühma: 1) neuronid madalalälviste mehhanosensitiivsete aferentidega, mis lähtuvad eeskätt nahast; 2) neuronid kõrge lälviste mehhanosensitiivsete aferentidega (notsi- ehk valuretseptorid); 3) neuronid aferentide konvergentisiga madalalälvistest mehhanosensitiivsete notsiretseptoritest. Viimaseid, nn. multimodaalseid neuroneid on kõige rohkem. Peale selle leidub veel neuroneid, millel toimub vistseraalsete ja kutaansete (naha-) aferentide konvergentis, mis võib olla ülekantud valu tekke põhjuseks. Seljaaju tähtsaimaks funktsiooniks on seega aferentsete impulsside vastuvõtu ja edasijuhtimise reguleerimine, eelkõige presünaptilise pidurduse kaudu.

Ülenevad teed. Seljaaju valgeolluse tagumine väärt koosneb sama poole tagajuurte müeliniseeritud kiudude otsesest kollateraalidest, mis pärinevad peamiselt tundlike spetsiifiliste mehhanoretseptoritest (lihased, nahk, liigesed, viscera) ühenduses olevatest aferentidest. Tema ülesandeks on vahendada informatsiooni naha mehhaanilistest ärritustest ja liigeste asetus- sest. Osa sellest teabest töödeldakse teadvuslikeks aistinguteks, mida nimetatakse taktiliseks ja süvatundlikkuseks. Selle juhtesüsteemi eriline tähendus seisneb veel selles, et siit- kaudu toimub naha mehhaaniliste ärrituste peenlokalisatsioon ja ruumiline tajumine (stereognosis). Samuti etendab tagumine juhtev väärt tähtsat osa naha, lihaste ja liigeste liigutuste sooritamise tagasisidestuses, eriti kompimisliigutuste puhul.

Eesmine väärt koosneb ülenevatest aksonitest, mis pärinevad eeskätt kontralateraalse hallolluse neuronitest. See on klassikaline valu- ja temperatuuritaju juhtetee seljaajus, kuna need sensoorsed modaalsused langevad selle tee katkemisel välja. Eesmise väärti supraspinaalsel tasandil võib eristada 3 rühma aksoneid: arengulooliselt vanemaid tractus spinoreticularis't ja tractus palaeospinothalamicus't (mõlemad kuuluvad ekstralemniskussüsteemi) ning uuemat tractus neospinothalamicus't (joon. 3). Viimane on eriti tugevalt arenenud primaatidel. Selle kaudu toimub informatsiooni edastamine nahalt vastavalt somatotoopilisele paigutusele taalamuse ventrobasaalsete tuumade kaudu suuraaju koore somatosensorsetesse piirkondadesse.

Eesmise väärti neuronid. Kuigi eesmine väärt on tähtis valu ja temperatuuri tajumisel, on üllatav, et ta sisaldab ainult väikeste osa spetsiifilisi notsi- ja termosensitiivseid aksoneid. Suurem osa aksoneid pärineb aga multimodaalsetest neuronitest, mida võivad erutada paljud eri liiki ärritused.

Juhteteede topoloogia. Ülenevates juhteteedes asuvad teatud segmentidest pärinevad aksonid üksteise naabruses. Juhteteedes moodustuvad seljaaju kaelasegmentide kõrgusel kihid, mida illustreerib joonisel 5 toodud skeem. Segmentist uuesti juurdetulevad kiud paiknevad hallollusepoolses osas. Selline juhteteede topograafiline paigutus seljaajus on aluseks talamokortikaalsete projektsioonide somatotoopiale.

Tagumise väärti tuumad. Tagumise väärti aksonid lõpevad pikliku ja seljaaju piiril paiknevates tuumades (nucleus cuneatus, nucleus gracilis), kus moodustuvad sünaptsid suurte neuronitega, millede aksonid moodustavad lemniscus medialis'e ja kulgevad taalamusse. Neid neuroneid nimetatakse lüli- ehk releeneuroniteks, erinevalt interneuronitest. Aferentsete impulsside, s.o. informatsiooni edastamisele releeneuronites on iseloomulikud järgmised omadused: 1) retseptorspetsiifilisuse säilitamine, releeneuronid konvergeerivad aferente ainult sama retseptoriliigi neuronitelt; 2) sünaptilise ülekande kõrge kindlus, kusjuures aferentse kiu üksikimpulss võib põhjustada postsünaptiliste impulsside valangu; 3) kindel somatotoopilisus, s.o. keha osade kindel projektsioon releeneuronites; 4) aferentne pidurdus; 5) väike retseptiivne väli; 6) destsendeeruv (alanev) regulatsioon, mis eelkõige lähtub suuraaju koorest. Need omadused on iseloomulikud kõikidele ümberlülituskohtadele lemniskuses-

süsteemis kuni suuraju kooreni.

7.2. Trigeeminuse tuum

Näo piirkonna somatosensoorsed aferendid (keel, silma sarvkest, hambad) sisenevad n. trigeminus'e (kolmiknärvi) koosseisus ajutüvve, kus toimub nende ümberlülitus trigeeminuse tuumas. Viimane koosneb lemniskussüsteemi ja ekstralemniskussüsteemi kuuluvast osast. N. trigeminus'e sensoorne peatumus vastab seljaaju tagumise väädi tuumadele, mis kannab peamiselt üle informatsiooni pea piirkonna tundlikest mehhanoretseptoritest. Nn. spinaalne trigeeminuse tuum vastab funktsionaalselt seljaaju tagasarvele. Siin toimub pea muskulatuuri jaoks vajaliku somaatilise aferentatsiooni integratsioon, mis paljudel kõrgematel loomadel (imetajatel) on suure tähtsusega. Sellest tuumast lähtuvad juhteteed ka retikulaarformatsiooni ja taalamusse, olles seljaaju eesmise väädi analoogiks (joon. 3).

7.3. Taalamus

Taalamuses võib eristada 4 rühma tuumasid: 1) spetsiifilised meeleeelundite releetuumad, nagu silm, kõrv ja nahk; 2) mittespetsiifilised tuumad; 3) motoorsed tuumad; 4) assotsiatiivsed tuumad, kuhu informatsioon saabub paljudest meeleeelunditest (joon. 6).

Ventrobasaalsed taalamuse tuumad. Kõigi sensoorsete süsteemide (välja arvatud haistmine) projektsioon toimub üle taalamuse vastavate spetsiifiliste tuumade. Somatosensoorse süsteemi jaoks on selleks olemas taalamuse ventrobasaalsed tuumad: nucleus ventralis posterolateralis (VPL) ja nucleus ventralis posteromedialis (VPM). Aferentsed impulsid saavad tractus lemniscus medialis'e kaudu seljaaju kontralateraalse tagumise väädi tuumadest VPL-i ja trigeeminuse peatumast VPM-i. Ka tractus neospinothalamicus ja tractus neotrigeminothalamicus lõpevad siin. Peale nende perifeersetes aferentide sisaldavad taalamuse ventrobasaalsed tuumad tagasitee suuraju koorest, mille ülesandeks on kontrollida taalamusse sisenevat informatsiooni. Ventrobasaalsetes tuumades on kindlad projektsioonialad keha kõigile piirkondadele.

Taalamuse mittespetsiifilised tuumad. Mediaalsed ja intralaminäärsed tuumad (PV, CM, Pf, CL, MD, A, R, PO) moodustavad taalamuse mittespetsiifiliste tuumade rühma. Need tuumad täidavad

kesknärvisüsteemi talitluses mitmekesiseid ülesandeid. Siia kuuluvad kõigepealt suuraju koore generaliseeritud erutuse regulatsioon, samuti teadvusseisundi reguleerimine (une ja ärkveloleku vaheldumine) koos limbilise süsteemiga. Ekstralemniskussüsteemi kaudu saabuva informatsiooni töötlus toimub peamiselt centrum medianum'is (CM), parafastsikulaarses tuumas (Pf) ja tagumises tuumade rühmas (PO). Informatsiooni edastamine nendesse tuumadesse toimub seljaajust tractus palaeospinothalamicus'e ja tractus spinoreticularis'e kaudu, viimane lülitatakse enne taalamusse saabumist retikulaarformatsioonis ümber.

Ekstralemniskussüsteemi kuuluvad neuronid erinevad märgatavalt oma tunnustelt lemniskussüsteemi kuuluvaist järgmiselt: 1) perifeerse ärrituse pikk peiteaeg seoses multisünaptiliste ühendusteedega, mille aktivatsiooniks on vaja ajalist summatsiooni; 2) suur retseptiivne väli; 3) aktiivsuse vähenenud sõltuvus ärrituse tugevusest, s.o. informatsiooni kodeerimise puudumine ärrituse alusel; 4) somatotoopia puudumine või selle väga "jääme" esinemine; 5) multimodaalne konvergens, s.o. informatsiooni koondamine mitmesugustest, enamasti mehhaanika- ja notsioretseptoritest; 6) mitmesuguste tundeelundite retseptorite multisensoorne konvergens. Niisuguseid neuroneid leidub hulgaliselt ka ajutüve retikulaarformatsioonis.

8. Analüsaatorite kortikaalne osa.

Taalamuse releoneuronite aksonid lõpevad suuraju koore vastavates piirkondades. Taalamuse ventrobasaalsetest tuumadest pärinevad aksonid saavad suuraju koore aladesse, mida tähistatakse S I ja S II-ga (joon. 7). S I on fülogeneetiliselt noorem kui S II ja evib väga suurt tähtsust imetajate, eriti primaatide jaoks. Selle intaktsus on vajalik somatosensoorse süsteemi kõikideks talitlusteks. S I all mõistetakse kogu kehapinnale vastavat ala suuraju koore gyrus postcentralis'es. Paljude uurimismeetodite varal on kinnitatud S I somatotoopiat, nagu suuraju koore otsene lokaalne elektriline ärritus, neurokirurgilised väljalülitused mingi haiguskolde eemaldamisel, esilekutsutud potentsiaalide meetod, üksiku neuroni aktiivsuse registreerimine jne. Eriti suur ala on inimesel suuraju koores (S I piirkonnas) sõrmede ja näo piirkonnal, s.o. piirkondadel, mis on rikkaliku innervatsiooniga (joon. 8). Meeleelundite füsioloogia seisukohalt on need piirkonnad kõrge ruumilise eris-

tamise võimega (näiteks lüükaugus kahe punkti eristamiseks saamaegsel puudutamisel).

Esilekutsutud ehk reaktiivpotentsiaalidega on võimalik lokaliseerida analüsaatorite kortikaalseid esindusi. Selle meetodi puhul ärritatakse perifeerseid retseptoreid ja samal ajal registreeritakse suuraaju koostes vallanduvat aktsioonipotentsiaali, mis on väga iseloomuliku kujuga (joon. 9). Neuronid piirkonnas, mis võtab vastu perifeeriast saabunud erutuse, tekib nn. esmasvastus, mis on lühikese peiteaja ja suure amplituudiga. Esmasvastuse põhjustajaks on erutuse saabumine suuraaju koorde kiire lemniskuskanali kaudu. Esmasvastusele järgneb pikema peiteajaga sekundaarvastus, mis koosneb mitmest faasist ja on väheiseloomega. Sekundaarvastus esineb erinevalt esmasvastusest suuraaju koostes teistes piirkondades ning pole seega täpselt lokaliseeritud. Sekundaarne ehk teisene vastus on tingitud impulssidest, mis saavad suuraaju koorde ekstralemniskussüsteemi kaudu.

8.1. Aferentsete teede tsentrifugaalne kontroll

Suuraaju koostes lähtuvad eferentsed (kortikofugaalsed) närvi- teed taalamusse, seljaaju tagumise vöödi tuumadesse ja selja- ajju, kus nad avaldavad nii pidurdavat kui ka aktiveerivat mõju. Ka teised tsentraalsed struktuurid (nagu retikulaarformat- sioon, taalamuse mittespetsiifilised tuumad) avaldavad sünap- tilisele ülekandele ülenevates juhtetees reguleerivat mõju. Joonisel 10 on skemaatiliselt esitatud somatosensoorse süsteemi kortikifugaalse mõjustamise võimalused. Selkõige on esita- tud pidurdavad mõjustused, mis võivad olla nii presünaptilise kui ka postsünaptilise iseloomega.

Aferentse informatsiooni suhtes on teada järgmised mõjustused: 1) releoneuronis ülekande võimendusfaktori, s.o. tundlikkuse muutmine; 2) sünaptilise ülekande läve kõrgendamine (suuren- damine), s.o. triviaalse informatsiooni (nn. müra) summutamine; 3) tsentraalse neuronid retseptiivse välja suuruse muutmise. Sü- naptilise erutuse läve tõus järjest kasvava destendeeruva pi- durduse korral põhjustab kõige esmalt aferentide blokaadi ret- septiivse välja perifeerias, mis viib sünaptilise ülekande kindluse suhtelisele vähenemisele võrreldes retseptiivse välja tsentri aferentidega; 4) neuronid modaalsuse muutmise, millele konvergeeruvad eri liiki aferendid. Selle tulemusena võib pi-

durdus valikuliselt välja lülitada teatud tüüpi aferentatsiooni, millel pole kohastumisel antud situatsioonis olulist tähtsust; 5) aferendid võivad suuraju koores omakorda mõjustada kortikofugaalseid väljundeid; 6) motoorika mõju meeleelunditele võib avalduda kui aferentse süsteemi eferentne reguleerimine. Aktiivse kompimise puhul resulteerub näiteks retseptorite erutus jäsemete liigutamisest ja kombeldava eseme omadustest.

Suuraju koore struktuurse ja funktsionaalse organisatsiooni kaasaegsete ettekujutuste aluseks on analüsaatorite pavlovlik kontseptsioon, mida on täiendatud ja täpsustatud neuroanatomia ja neurofüsioloogia uusimate andmetega. Vastavalt nendele vaatekohtadele eristatakse kolme tüüpi kortikaalseid tsoonide iga analüsaatori kortikaalses esinduses. Primaarsed tsoonid e. analüsaatorite tsentraalsed tuumad vastavad suuraju koore nendele tsütoarhitektoonilistele väljadele, kus lõpevad aferentsed spetsiifilised projektsiooniteed. Nendes tsoonides toimub ühe või teise modaalsusega ärritusest tingitud erutuse peenanalüüs. Sekundaarsed tsoonid ehk analüsaatorite tuumade perifeersed osad paiknevad primaarsete tsoonide ümbruses. Nendes alades jätkub aferentse informatsiooni edasine töötlus ärrituste kvantitatiivsete vahetuste kindlakstegemiseks, mis on eriti vajalik tunnetuse ja praktika seisukohalt. Sekundaarsete tsoonide kahjustus kutsub esile juba üsna komplitseeritud häireid. Tertsiaarsed ehk assotsiatiivsed, ka nn. analüsaatorite kattumise tsoonid paiknevad vahetutest (primaarsetest) seostest kõige kaugemal. Need tsoonid on olemas ainult inimesel ja hõivavad poole kogu suuraju koore pinnast. Nende tsoonide neuronid, milledest on eriti arenenud ajukoore II ja III kihi ümberlülitusneuronid, on kohandunud analüsaatoritevaheliste seoste loomiseks, tagades tegelikkuse üldistatud peegelduse. Suuraju koore assotsiatiivsete tsoonide kahjustused ei põhjusta kõrvalekaldeid analüsaatorite spetsiifilistes funktsioonides, küll aga ilmnevad ulatuslikud häired suuraju koore analüütilis-sünteesilise tegevuse kõige keerukamates vormides, nagu tunnetus, kõne, praktika, sihipärane ja eesmärgikindel käitumine. Tertsiaarsetes tsoonides lõpeb ka suurem osa närvikiude, mis ühendavad suuraju vasakut ja paremat poolkera. Seega on neil eriti tähtis osa tähta mõlema poolkera koostöö organiseerimises ning vastastikusel mõjustamises.

8.2. Suuraju koore sensoorsed funktsioonid (joon. 11)

Naha- ja süva- (proprietseptiivse ehk lihase-) tundlikkuse piirkond paikneb suuraju koore tagumises tsentraalses käärus, hõivates väljad 1, 2, 3, osaliselt ka 5 ja 7. Vastuvõtivate osade jaotus ja paigutus tagumises tsentraalses käärus vastab mootorsete piirkondade jaotusele ja paigutusele eesmises tsentraalses käärus. Tagumise tsentraalse kääru ülemised alad võtavad vastu impulsse alajäsemete retseptoritest, mis saavad sinna taalamuse ventrobasaalse tuuma vastavatest projektsioonitsoonidest. Edasi järgnevad alad, kus toimub impulsside vastuvõtmine kerelt, ülajäsemetelt jne. Käelaba, sõrmede, näo, suu ja kõri projektsioonitsoonid on suuraju koores palju laialdasema ulatusega kui õlavarre, eriti aga kere ja siseelundite retseptorite projektsioonitsoonid. Mõlemad poolkerad saavad impulsse eeskätt keha vastaspoole retseptoritest, kuid vähesel määral ka samalt kehapoolelt. Naha ja proprietseptiivse retseptiooni tähistamiseks kasutatakse ka mõistet „kinesteesia“, millest ka nimetus „kinesteetilise analüsaatori kortikaalne esindus“.

Inimesel on täheldatud suuraju koore tagumise tsentraalse kääru ärritamisel paresteesiat, tuimenemist jmt. tunnet vastaskehapoolel. Tagumise tsentraalse kääru kahjustumisel võib esineda puute-, temperatuuri- ja valuretseptiooni täielik kadumine ehk anesteesia või selle märgatav langus - hüpesteesia.

7. välja (Brodmanni järgi) kahjustusel kaob võime puudutuse või torke täpselt lokaliseerimiseks, väljade 2, 5 ja 7 samaaegsel kahjustusel häirub esemete vormi, mahu ja kaalu tajumine.

Nägemise kortikaalne piirkond kujutab endast võrkkestast projektsiooni suuraju koores ja paikneb suuraju koore kuklasagara piirkonnas (17., 18. ja 19. väli). Väli 17 asub kannuslõhe ümbruses kuklasagara sisemisel pinnal. Selles piirkonnas lõpevad taalamuse põlvikkehades paiknevate neuronite pikad aksonid, kusjuures pool kiududest pärineb samapoolsest ja pool vastaspoolsest võrkkestalt. 17. välja kahjustus põhjustab täieliku kortikaalse pimeduse. Seda välja ümbritsevad kontsentriselt väljad 18 ja 19. 18. välja mõlemapoolsel kahjustumisel kaob nägemismälu, s.o. ei tunta esemeid vaatlemisel ära. 19. välja kahjustuse korral säilib küll esemete äratundmise võime, kuid kaob orientatsioon harjumatus ja tundmatus olukorras. Fülogeneesi käigus on toimunud kuklasagara pinna vähenemine. Kui koerahvi-

listel moodustab kuklasagar kogu suuraju koore pinnast 29 % ja orangutangil 24 %, siis inimesel ainult 12 %; seejuures 17. väli hõivab inimesel suuraju koore pinnast kõigest 3 %, orangutangil aga 8,5 %.

Kuulmise kortikaalne piirkond kujutab endast kuulmisanalüsaatori retseptoorse osa - teo projektsiooni suuraju koore 41. väljas, mis paikneb oimusagara ülemises oimukäärus ja ristkäuru eesmises osas. 41. välja mõlemapoolne kahjustus põhjustab täieliku kurtuse. 41. välja ühepoolse kahjustumise korral tekib kurtus vastaspoolses kõrvas ja nõrgeneb kuulmine samal poolel, kuna suurem osa kuulmisimpulsse juhtivaid aferentseid teid ristub ajutüves. Ülemise oimusagara eesmises osas paikneva 22. välja kahjustus kutsub esile muusikalise kurtuse. Haige ei erista muusikalisi motive, muusikalisi helisid tajutakse müra, samuti kaob helide tonaalsuse, intensiivsuse, tämbri ja rütmi tajumine. 42. välja kahjustumisel tekib sõnaline kurtus, s.o. kaob võime kuuldud sõnade sisu tajuda ja mõista. Inimesel on eriti arenenud ülemine ja keskmine oimukäär, samuti on väljad 41 ja 42 inimesel tunduvalt suuremad kui ahvidel. Koerahvidel on need väljad hoopis diferentseerumata. Võrreldes inimahvidega on 41. väli inimesel 6-9 korda suurem.

Haistmise kortikaalne piirkond asub fülogeneetiliselt suuraju koore iidsemas osas, 11. väljas. Haistmisteed on seotud mõlema poolkera vastavate piirkondadega ega lülitu taalamuses ümber. Seepärast põhjustab haistmisanalüsaatori kortikaalse esinduse ühepoolne väljalangemine haistmisaistingute nõrgenemise. Mõlemapoolne kahjustus põhjustab aga lõhnatunde kadumise - anosmia. Osalise kahjustuse korral võivad esineda haistmishallutsinatsioonid ehk haistmismeelepetted. Inimesel on nn. haisteaju vähe arenenud.

Maitsemise kortikaalne piirkond paikneb suuraju koore tagumise tsentraalse käuru kõige alumises osas, olles lähedal keele ja suu muskulatuuri ning limaskestast analüsaatori kortikaalsele esindusele. On väidetud, et maitsemishäired tekivad eeskätt 43. välja kahjustumise korral.

9. Analüsaatorite ärritatavus ja labiilsus

Analüsaatorite ärritatavust ja labiilsust kõigis tema lülides (retseptorid, juhteosa, kortikaalne esindus) saab määrata ärrituse läve, kronaksia, adekvaadi ning aferentsete impulsside

sageduse, grupeeringute ja amplituudi alusel.

Aistingu kvaliteet on tingitud eelkõige ärrituse kvaliteedist, s.o. meeleeelundile toimiva mateeria liikumise vormi iseärasusest. Ta sõltub ärritaja adekvaatsusest ja intensiivsusest. Väliste ärritaja energia muundumine aistingu kvaliteediks ja teadvuslikuks tajuks on tingitud meeleeelundite ehitusest ja funktsioonist, aferentsete impulsside kvalitatiivsetest ja kvantitatiivsetest karakteristikutest (parameetritest) suuraaju koore analüsaatorite esinduses ning nendes kulgeva närviprotsessi iseloomust.

Analüsaatorite ärritavus ja labiilsus muutuvad koos eaga ja sõltuvad retseptori enese, eriti aga närvisüsteemi kõrgemate osade ning organismi kui terviku funktsionaalsest seisundist. Ärritavuse ja labiilsuse kõikumised sõltuvad ka paiksetest keemilistest ja füüsikalistest tingimustest (temperatuur, ionide kontsentratsioon ja suhe jne.).

Ärrituse lävi (kronaksia ja adekvaat). Iga retseptorit iseloomustab tema läviärritus, s.o. kõige väiksema tugevusega ärritus, mis vallandab erutuse. Kui erutus saavutab teatud kriitilise taseme, tekib aisting (s.o. aistingu lävi). Nõrgad ärritused aistinguid ei vallanda. Ärrituse intensiivsuse tugevdamisel kasvab alates läviärritusest retseptoris erutus, mida tajutakse kui aistingu tugevnemist. Ühtlasi suureneb kesknärvisüsteemi suunduvates aferentsetes närviteedes impulsside sagedus ja muutuvad nende rühmitused.

Eri retseptorite kronaksiate kõrvutamisel nähtub, et kronaksia kõige väiksem keskmine väärtus esineb retseptoritel, mis annavad hambavalu aistingut, edasi järgnevad kuulmisretseptorid, naha-, nägemis- ja maitsmisretseptorid.

Kronaksia määramisel arvestatakse ainult ärritaja toimimise minimaalset aega, kusjuures ärrituse tugevus peab sageli olema 2,5–3 reobaasi. Oluline tähtsus on ärrituse kvaliteedil ning adekvaatsusel: ühe ja sama funktsionaalse seisundi korral on meeleeelundite erutuvus adekvaatsete ärrituste puhul märgatavalt kõrgem kui inadekvaatse ärrituse puhul. Meeleeelundi suurima valikulise vastuse piirkonda kvalitatiivselt kindlale ärritusele iseloomustatakse seepärast 1 reobaasile vastava energiamiinimumiga, s.o. adekvaadiga. Adekvaadi määramiseks kasutatakse ärritusi, mis on doseeritavad tugevuselt, kestuselt, ja kui võimalik – ka ruumiliselt.

10. Ärrituse tugevuse ja aistingu intensiivsuse vahekorrad

Ärrituse tugevuse ja aistingu intensiivsuse vahel võib sedastada teatud kvantitatiivseid suhteid, mida väljendatakse eristamislävena. Eristamisläve all mõistetakse kõige väiksemat erinevust kahe eri tugevusega ärrituse vahel, mille puhul on märgata vaevalt täheldatav erinevus aistingute intensiivsuses.

Neid vahekordi on uurinud E.Weber puutumisaistingute alusel. Ühele ja samale kohale nahal asetati erinevaid raskusi ajaintervallidega 15-30 sek., kusjuures katsealune pidi ütleva, millal ta täheldas erinevust rõhumises. Selleks, et saada vaevalt märgatavat erinevust kahest üksteisele järgnevast ärritusest tingitud aistingutes, on tarvis juurde lisada 3,2-5,3 % esialgsest koormusest. Selle alusel formuleeris E.Weber „seaduse“, mille kohaselt eristamise suhtelised läved on püsivad suurused, mis ei sõltu ärrituse tugevusest.

Kui R on ärritus, ΔR ärrituse juurdekasv ja K konstantne suurus, mis sõltub retseptoritest, siis

$$\frac{\Delta R}{R} = K.$$

Siit saame, et $\Delta E = K \cdot \frac{\Delta R}{R}$, kus ΔE on eristamislävi.

Rõhuaistingute jaoks on konstant K 1/9-1/30 lähtemassist, heliaistingute puhul (sageduspiirkonnas 500-3000 Hz) - 3/1000, valutaistingute puhul 1/100.

Nagu põhjalikumad uuringud on näidanud, kehtib Weberi seadus ainult keskmise tugevusega ärrituste puhul. Väga nõrkade ja väga tugevate ärrituste puhul Weberi seadus ei kehti. Samuti võivad K väärtused muutuda sõltuvalt retseptori seisundist, eriti aga tema adaptatsioonist.

Matemaatik Fechner, uurinud aistingute sõltuvust ärrituse tugevusest, tuli matemaatilise analüüsi teel järeldusele, et ärrituse kasvamisele geomeetrilises progressioonis vastab aistingu kasvamine aritmeetilises progressioonis. Fechner formuleeris oma seaduse järgmiselt:

$$S = a \log R + b,$$

kus S on aistingu tugevus, R ärrituse tugevus ning a ja b konstandid.

Fechneri seadus kehtib samuti keskmise tugevusega ärrituste kohta rõhuaistingute puhul ega ole rakendatav valu-, maitsmis- ja haistmisretseptorite korral.

11. Retseptorite ja analüsaatorite adaptatsioon

Retseptorite ja analüsaatorite üks üldisi omadusi on adaptatsioon (kohastumine). Retseptorite erutus on kõige intensiivsem nende ärritamise algul, edasi väheneb erutus järsult, kusjuures ei täheldata väsimusele iseloomulikke tunnuseid. Väsimusest erineb adaptatsioon selle poolest, et ta areneb tunduvalt kiiremini ja taastumine toimub pärast ärrituse lakkamist peaaegu momentaalselt. Seega on aisting intensiivne ainult tema tekkimise algul, pärast muutub aga vähem intensiivseks.

Adaptatsioon ei sõltu mitte ainult ärrituse kestusest, vaid ka ärrituse tugevusest: mida tugevam on ärritus, seda kiiremini tekib adaptatsioon. Näiteks välisärrituse kestval toimimisel rõhustaisting nõrgneb, nägemis- ja kuulmisaistingute intensiivsus väheneb (valgust tajutakse vähem eredana, heli nõrgema jne.). Aistingute intensiivsuse vähenemine on kõige rohkem väljendunud nägemis-, kuulmis-, maitsemis-, haistmis-, temperatuuri- ja taktililiste retseptorite puhul, kõige vähemal määral või peaaegu üldse mitte proprioretseptorite, veresoonte ja kopsude retseptorite korral.

Puuteretseptorite kiire adaptatsiooni tõttu ei tunneta me oma riidetust, samuti kella käel jne. Proprioretseptorite, aga samuti veresoonte ja kopsuretseptorite adapteerumatus tagab kehasendi, vererõhu ja hingamise pideva reflektorse iseregulatsiooni.

Adaptatsioon on tingitud füsioloogilistest protsessidest analüsaatorite kõrgemates osades, aga samuti ka retseptorites enestes. Adaptatsiooni aluseks on retseptorite ja kesknärvisüsteemi neuronite labiilsuse kõikumine. Arvatakse, et adaptatsiooni protsessid on seotud mediaatori lammutamisega, mis toimub võrdlemisi kiiresti retseptorites, kuid tunduvalt aeglasemalt närvikeskustes. Impulsside püsiva sageduse puhul luuakse järk-järgult ka mediaatori kontsentratsiooni püsiv tase, mis on võrdeline impulsside sagedusega. Adaptatsioon ei vii mitte alati retseptoritest ja meeleeelunditest tuleva informatsiooni vähenemisele, sageli informatsioon kasvab, näiteks eristamislävi adaptatsiooni puhul madaldub.

Keerukates meeleeelundites, näiteks nägemiselundis (samuti mootorsetes reaktsioonides) seisneb adaptatsioon selles, et tagatakse kohastumine ärrituse toime muutuvate tingimustega (silmade pööramine, pupilli suuruse muutmine, akommodatsioon jne.).

Adaptatsioon isereguleerub reflektorselt närvisüsteemi kaudu. Analüsaatorite erutuvuse taseme häälestamises etendab olulist osa sümpaatiline närvisüsteem (oma adaptatsioonilis-troofiliste mõjustuste kaudu) ja retikulaarformatsioon. Näiteks avastas R. Granit gammaaferendid, mille kaudu retikulaarformatsioon muudab lihasekäävide (proprioceptorite) tundlikkust. Samuti muudab retikulaarformatsioon Corti elundi erutuvust. Ka funktsioneerivate retseptorite hulk võib varieeruda. Kõik see võib lõppkokkuvõttes muuta meeleelundite labiilsust nii ühes kui teises suunas.

12. Informatsiooni kodeerimine kesknärvisüsteemis

Retseptori kaudu saadud informatsioon antakse edasi kesknärvisüsteemi, kus ta analüüsitakse ja muudetakse subjektiivseteks aistinguteks ja tajudeks. Informatsiooni ülekanne retseptoritest toimub aferentsete närvikiudude ehk aferentide kaudu närviimpulsside valangutena. Vaatamata sellele, et vastav retseptor võtab vastu valguse või heli, keemilise või mehhaanilise mõjustuse, sooja või külma, saabub informatsioon nendest kesknärvisüsteemi närviimpulsside (aktsioonipotentsiaalide) vahendusel.

Kuidas toimub taoliste näiliselt monotoonsete närviimpulsside kodeerimine ja dešifreerimine? Elektrofüsioloogilised uurimused on näidanud, et informatsioon antakse aferentide kaudu kesknärvisüsteemi edasi närviimpulsside voona. Üht ja sama kiudu mööda kulgevate impulsside amplituud ja kestus on ühesugused, kuid sagedus ja hulk valangus või voos võivad olla erinevad. Siit järeldub, et igal ajahetkel närvikiud kas edastab impulsse või mitte, s.o. asub ühes kahest seisundist - erutus- või puhkeolekus.

Selle alusel on esitatud arvamus, et närviimpulsside edastamine mööda närvikiudu toimub kaksikkoodi kaudu: impulss on (+) - impulssi ei ole (-). Kodeerimiseks nimetatakse informatsiooni muundamist (transformeerimist) koodi abil. Kaksikkoodi (kahe arvu 0 ja 1 mitmesuguste kombinatsioonide kujul) kasutatakse informatsiooni sisendamiseks raali. See võimaldab raali viia väga suure hulga informatsiooni paljude erinevate nähtuste ning sündmuste kohta.

Informatsiooni hulka (mahtu), mida võib edastada ühes ajahetkuses, väljendatakse bittides. Teades impulsside hulka, mida edas-

tab üks närvikiud ühes sekundis, võib mõõta selle kanali informatsiooniülekanne mahtu. Kui närvikiud juhib 1 sekundis edasi 100 impulssi, siis tähendab see, et iga 0,01 sekundi vältel edasutub üks nn. kaksikühik informatsiooni (üks impulss ja üks paus, mis eraldab impulsse üksteisest). Järelikult vaadeldud närvikiud annab 1 sekundi vältel edasi 100 bitti informatsiooni. Arvestades impulsside sageduse alusel grupeerimise võimalusi närvimpulsside valangus (voos) sõltuvalt ärrituse iseloomust ja retseptorite omadustest, loob juba ükski närvikiud laia diapasooni retseptorile toimiva ärritaja omaduste iseloomustamiseks ja eristamiseks.

Signaalide iseloomu eristamine toimub juba perifeersetes retseptorites, kuivõrd need retseptorid on häälestatud ainult nende rangelt piiritletud signaalide vastuvõtmiseks, mis osutuvad nende jaoks adekvaatseteks.

Mõningates meeleelundites, näiteks silmas, on retseptoreid, mis reageerivad erinevalt ärrituse toimimisele: ühed retseptorid erutuvad ainult ärrituse algul (reageerivad ärrituse n.-ö. siselülitumisele), teised retseptorid erutuvad ärrituse lakkamise momendil (s.o. reageerivad ärrituse väljalülitumisele), kolmandad retseptorid erutuvad nii ärrituse algamise kui ka lakkamise puhul.

On olemas retseptoreid, mis on pideva foonimpulsatsiooni allikaks, andes informatsiooni organi valmisolekust tegevuseks ja organismi seisundist. Ärritusele võivad nad reageerida kas impulsside sagenemise, harvenemise või lakkamisega.

Sõltuvalt elundile toimiva ärrituse tugevusest erutub kas vähem või rohkem retseptoreid, milledest omakorda impulsse edastatakse erineva hulga aferentsete närvikiudude kaudu. Kuna retseptorid võivad ühe ja sama meeleelundi või retseptiivse välja piires oma erutuvuselt erineda, siis nõrga ärrituse puhul erutuvad kõrge erutuvusega (labiilsusega) retseptorid ja tugeva ärrituse puhul madala erutuvusega (labiilsusega) retseptorid. Ka erutuvate retseptorite ruumiline paigutus võib olla väga erinev, sõltudes sellest, missugune ärrituste kompleks (või muster) toimib. Kahe erisuguse maastikumaali vaatamisel või kahe erisuguse muusikateose kuulamisel erutuvad retseptorite erinevad rühmad, milledest kesknärvisüsteemi saabuval närvimpulsside voogude sagedus ja kestus on samuti erinevad. Need impulsid, erutades enamiku erineva lokalisatsiooniga neuronitest, cau-

tuvad väga ulatusliku informatsiooni allikaks.

Ärritajate analüüs toimub analüsaatori kõikides lülides. Esmane analüüs leiab aset juba retseptorites, mis reageerivad ainult keskkonna teatud kindlatele (adekvaatsetele) ärritajatele. Keerukam analüüs toimub seljaajus, tänu millele võib saada spinaalsel loomal lokaalseid reaktsioone taktiilsetele ja teistele ärritustele. Kõige keerukam ja täpsem analüüs leiab aset analüsaatorite kortikaalsetes esindutes. Analüsaatorite kaudu kesknärvisüsteemi saabuvald impulsid hoiavad viimase toonuse kõrgel tasemel. Eksperimentis teostatud mitmete sensoorsete elundite (nägemis-, kuulmis-, tasakaalu-, haistmismeele) samaaegne väljalülitamine langetab loomadel sedavõrd kesknärvisüsteemi toonust, et nad langevad kestvaesse unne.

Analüsaatorite kaudu kesknärvisüsteemi saabuvald impulsse kasutatakse organismi funktsioonide regulatsiooniks. Ühtedel juhtudel võivad nad esile kutsuda uusi reaktsioone, teistel juhtudel korrigeerivad nad antud momendil käimasolevate protsesside kulgu.

Signalisatsioonisüsteemi, mis annab informatsiooni organismis toimuvatest reaktsioonidest, nimetatakse tagasisideks. Tänu viimasele saavad närvikeskused pidevalt teavet organismis toimuvate mootorsete ja vegetatiivsete funktsioonide iseloomust, mida omakorda kasutatakse vastava tegevuse täiustamiseks ja korrigeerimiseks.

II. ANALÜSAATORITE ERIFÜSIOLOOGIA

1. Nägemisanalüsaator

Elektromagnetilist kiirgust lainepikkusega 400–760 nm tajume kui valgust. Meie jaoks on tähtsaim valgusallikas päike, mis evolutsiooniprotsessis põhjustas nägemiselundi – silma – tekke. Vikerkkaar spektris on päikese kollakasvalge valgus jaotatud spektri üksikuteks osadeks ehk ribadeks. Päikesevalguse pikemalainelist piirkonda tajutakse punasena, lühemalainelist osa aga sinisena-violetsena. Kitsast ühevärvilist spektri osa nimetatakse monokromaatiliseks valguseks.

Õise ja hämaras nägemise tagavad silma võrkkesta (reetina) kepikeled, päevase nägemise aga kolvikesed. Õist nägemist nimetatakse skotoopiliseks ja päevast fotoopiliseks nägemiseks. Tähisselges öös osutuvad esemed värvituteks, kuigi erinevad he-

heleduselt. Päeval võime eristada nii esemete värvust kui ka heledust. Skotoopiliselt nägemiselt fotoopilisele nägemisele üleminekul muutub ka silma tundlikkus eri lainepikkuste suhtes. Spektri heleduskõveral on skotoopilise nägemise maksimum 500 nm juures, fotoopilise nägemise puhul 555 nm piires (joon. 12). Nägemise puhul etendavad tähtsat osa silmade ja pea aktiivsed liigutused. Tahtlike ja tahtmatute silmaliigutuste abil „kompleme” oma visuaalset keskkonda, mistõttu võime rääkida ka okulomotoorikast.

1.1. Silma dioptriline aparaat

Silma dioptriline süsteem tagab võrkkestal tõelise, ümberpööratud ja vähendatud kujutise tekkimise (joon. 13). Silma dioptriline aparaat koosneb läbipaistvast sarvkestast (cornea), kambri-vedelikuga täidetud eesmisest ja tagumisest silmakambrist, pupilli moodustavast vikerkestast (iris), läbipaistva kapsliga läätest (lens) ja klaaskehast (corpus vitreum). Viimane täidab suurema osa silmamunast. Klaaskeha kujutab endast ekstratsellulaarvedeliku vesiselget geeli, milles on kolloidaalselt lahustunud kollageen ja hüaloroonhape.

Võrkkest on silma retseptoorne osa, mis katab silmamuna tagumise sisepinna ning koosneb pigmendirakkudest, närvirakkudest, gliiarakkudest ja veresoontest. Nn. ganglionirakud moodustavad võrkkesta väljundkihi. Ganglionirakkude müeliniseeritud aksonid suunduvad võrkkesta papilli suunas, läbivad skleera sõel-lestme ja moodustavad nägemisnärv (n. opticus). Inimesel koosneb n. opticus umbes ühest miljonist aksonist, mis on ümbritsetud gliiarakkude ja sidekoega (joon. 22).

Silma tagumises pooluses asub silma reetinas (võrkkestas) väike lohuke (fovea centralis), mis sisaldab ainult kolvikesi ja on teravaima nägemise piirkonnaks, kuna siia projitseerub vaadeldava eseme vähendatud, ümberpööratud ja tõeline kujutis.

Pisaranäärmed ja nende funktsioon. Sarvkesta välimine pind on kaetud pisaravedeliku õhukese killega, mis parandab selle optilisi omadusi. Pisarad moodustuvad väikestes kogustes pisaranäärmetes. Silma laugude liigutamisel jaotub pisaravedelik ühtlaselt sarvkestale ja konjuktiivile (silma sidekestale). Osa pisaravedelikust aurub, osa läheb vastava pisarakäigu kaudu ninnaõnde. Pisarad kaitsevad sarv- ja sidekesta kuivamise eest ning on võideks silmamuna ja laugude vahel, välistades hõõrdu-

mise. Kui silma satub võõrkeha, erutuvad kolmiknärviga (n.trigeminus) seoses olevad sarv- ja sidekesta mehhanoretseptorid, põhjustades reflektorselt pisarate produktsiooni suurenemise. Tugev pisaravoolus peseb võõrkeha silmast välja. Pisaravedelik kujutab endast vereplasma ultrafiltraati. Pisarad sisaldavad ka haigusetekiitajatevastaseid ensüüme, mis kaitsevad silma mõningate infektsioonhaiguste vastu. Inimesel võib pisarate suurenemine sekretsioon olla ka emotsionaalse seisundi (kurbuse, suure rõõmu) väljenduseks.

1.2. Dioptrilise aparraadi regulatsioon

Silma läätse murdumisjõudu ja pupilli suurust on võimalik reguleerida silma silelihaste abil.

Pupillireaktsioonid. Normaalselt on mõlemad pupillid ümmargused ja ühesuguse laiusega. Vanemas eas pupilli keskmine läbimõõt väheneb. Keskkonna konstantse valgustuse puhul on ühesajaühikus silma langeva valguse hulk võrdeline pupilli pindalaga. Pupillid on seda laiemad, mida nõrgem on valgustus. Kui sulgeda päeva valguses silmalaud 15-20 sekundiks ja siis ~~uuesti~~ avada, muutuvad pupillid veelgi kitsamaks. Pupillireaktsioonid võivad vallanduda nii otseselt kui ka kaudselt, s.o. teise silma kaudu (joon. 14). Pupillireaktsioonide ülesandeks on reguleerida silma langeva valguse hulka, s.o. heleda valgustuse puhul seda vähendada pupilli ahendamise ja nõrga valgustuse puhul suurendada pupilli laiendamise. Pupillireaktsiooni käivitajaks on võrkkesta retseptorite ärritus, kusjuures muudetakse suuruseks on pupilli läbimõõtu. Noores eas võib pupilli diameeter kõiguda 1,5-8 mm piires, mis võimaldab silma langeva valguse hulka varieerida kuni 30 korda. Kitsama pupilli puhul on kujutis märgatavalt teravam.

Konvergensireaktsioon (lähedale nägemisel). Pupilli diameeter sõltub sellest, kas vaadeldav ese asub kaugel või lähedal (ca 30 cm kaugusel). Vaate fikseerimisel kaugematelt esemetelt lähedal olevatele pupill aheneb (kitseneb). Lisaks sellele toimub lähedal olevate esemete vaatamisel mõlema silma nägemistelje konvergeerumine (kokkuviimine). Taolist pupilli ahenemist koos nägemistelgede konvergeerumisega nimetatakse konvergensireaktsiooniks. Samal ajal toimub ka läätse murdumisjõu suurenemine. Analooiliselt fotoaparraadi ava vähendamisele suureneb silma sügavusteravus, kui pupill muutub kitsamaks.

Vikerkesta lihaste innervatsioon (joon. 15). Pupillireaktsioonid toimuvad vikerkestas asuva kahe silelihase osavõtul. Ringjas lihas (m.sphincter pupillae) ahendab pupilli (miosis), radiaalselt paiknevad m.dilatator pupillae kiud laiendavad pupilli (mydriasis). M.sphincter pupillae saab parasümpaatilise innervatsiooni n.oculomotorius'e parasümpaatilisest tuumast (nimetatud ka Westphali-Edingeri tuumaks), mis asub keskaju pretektaalse piirkonna kontrolli all ja kus lõpevad aksonid võrkkesta ganglionirakkude kihist ja visuaalsest korteksist (väljast 18 ja 19 Brodmanni järgi). M.dilatator pupillae saab sümpaatilise innervatsiooni seljaaju esimesest ja teisest rinna-segmendist.

1.3. Akommodatsioon

Inimese silma seadumine kaugel ja lähedal asuvate esemete vaatamiseks põhineb läätse eesmise pinna kumeruse muutumisel. Läätse kumerus sõltub läätse elastsusest ja läätsekapslile toimivast jõust (joon. 16). Tsiliaaraparaadi, samuti soonkesta (chorioidea) ja kõvakesta (sclera) passiivne elastsusjõud kantakse zonula Zinnii vahendusel üle läätsekapslile, mis, venitades läätse, muudavad selle lamedaks. Passiivse elastsusjõu modifitseerimine toimub ringja rips- e. tsiliaarlihase (m.ciliaris) poolt. Sellel lihasel on radiaalselt, tsirkulaarselt ja meridionaalselt kulgevad silelihaskiud, mida innerveeritakse parasümpaatiliste närvikiudude poolt (kuuluvad n.oculomotorius'e koosseisu). Ripslihase kontraheerumisel lõtvuvad zonula Zinnii kiud, lääts muutub lamedamaks ja murdumisnäitaja väheneb, toimub akommodatsioon kaugemale vaatamiseks. Normaalse silma puhul on ka lõpmatult kaugel asuvad esemed teravalt nähtavad, s.o. nende kujutised asuvad võrkkestal.

Akommodatsiooni ulatus (joon. 17). Mida lühem on fookuskaugus, seda suurem on optilise süsteemi valgustmurdev jõud, mida väljendatakse dioptriates. Läätse valgustmurdev jõud on 1 dioptria (D), kui fookuskaugus on 1 m. Silma optilist süsteemi moodustavate osade valgustmurdev jõud on järgmine: sarvkestal 43 D, läätsel kaugele vaatamisel 19 D ja lähedale vaatamisel 33 D. Seega silma optilise süsteemi kogu valgustmurdev jõud on kaugele vaatamisel 58 - 60 D, lähedale vaatamisel 70 - 73 D. Noore inimese akommodatsiooni ulatus on järelikult ca 12 - 14 D. Vananedes läätse veesisaldus väheneb ja koos sellega väheneb ka läätse

elastsus, mistõttu valgustmurdva jõu diapaseon ja akommodatsiooni ulatus vähenevad. Lähim vaatepunkt järjest kaugeneb, kaugenemist tuleb korrigeerida prillidega. Seda nähtust nimetatakse vanaduse kaugnägemiseks ehk presbüopiaks.

Akommodatsiooni neuraalne kontroll. Nagu eespool märgitud, saab ripслиhas parasümpaatilise innervatsiooni n.oculomotorius'e kaudu. Akommodatsiooni vallandamise adekvaatseks ärrituseks on ebaterava kujutise tekkimine võrkkestal, mida modifitseeritakse visuaalse korteksi 18. väljast. Atropiiniga on võimalik välja lülitada silmasiseste silelihaste parasümpaatilist innervatsiooni. Tulemuseks on kaugakommodatsioon ja pupilli laienemine. Praktiliselt kasutatakse nimetatud efekti silmapõhja uurimiseks. Akommodatsiooni väljalülitamine häirib lugemist ja kirjutamist, mistõttu õpilased tuleb vabastada pärast taolist uurimist lugemisest ja kirjutamisest.

Akommodatsiooni ulatuse muutus sõltuvalt eest

Vanus aastates	Akommodatsiooni ulatus dioptriates	Vanus aastates	Akommodatsiooni ulatus dioptriates
10	14	45	3,5
15	12	50	2,5
20	10	55	1,75
25	8,5	60	1
30	7	65	0,75
35	5,5	70	0,25
40	4,5	75	0

1.4. Silma optilised vead ja refraktsioonianomaaliad

Astigmatism. Sarvkesta pind pole ideaalselt sfääriline, vaid püstsuunas mõnevõrra rohkem kumer kui horisontaalsuunas. Kui see erinevus ei ületa 0,5 D, siis nimetatakse seda füsioloogiliseks astigmatismiks. Vaadates lähimalt nägemiskauguselt kontsentriselt paigutatud ringidest koosnevast ketast, võib täheldada kohati ringide lähenemist üksteisele. Tunduvat astigmatismi korrigeeritakse silinderläätsedega.

Sfääriline aberratsioon. Sarvkesta ja läätses äärtel on fookuskaugus mõnevõrra väiksem kui keskel nägemistelje kohal. Selle tagajärjel tekkinud sfääriline aberratsioon muudab kujutise sarvkesta ja läätses äärtel ebateravaks. Seega mida väiksem on

pupill, seda väiksem on sfäärilisest aberratsioonist tekitatud häiriv mõju.

Kromaatiline aberratsioon ja akommodatsioon. Lihtsas läätses murduvad lühema lainepikkusega valguskiired rohkem kui pikema lainepikkusega valguskiired. Seda nähtust nimetatakse kromaatiliseks aberratsiooniks. Et saada eseme punase värvusega osast teravat kujutist, peab silm tugevamini akommodeerima kui selleks, et saada teravat kujutist sinise värvusega osast. See nn. akommodatsioonidiferents on põhjuseks, miks samal kaugusel asuva eseme sinised osad paistavad kaugemal olevatena kui punased. Seda silma füsioloogilist pettekujutust kasutasid omal ajal gooti ehitusmeistrid, kes akende figuurkompositsioonide puhul kasutasid sinist fooni, millele kanti teist värvi figuurid. Nii saadi ruumiline illusioon.

Müopia ehk lühinägevus (joon. 18). Silma dioptrilise aparadi kogu murdumisnäitaja on normaalse kaugelenägevuse puhul keskmiselt 58,6 D. Selle murdumisnäitaja korral tekib kaugetest esemetest võrkkestal terav kujutis, kui sarvkesta eesmise kumeruse ja fovea centralis'e vaheline kaugus on 24,4 mm. On see pikus aga suurem, siis kaugetest esemetest teravat kujutist ei teki, kuna kujutis asub eespool fovea centralis't. See on lühinägevus ehk müopia. Samasugune nähtus võib esineda ka siis, kui läätse valgustmurdev jõud on suurem normaalsest (läätsa kumerus on suurem). Sel korral fokuseeruvad paralleelsed kiud silma tülles samuti eespool fovea centralis't ning fovea centralis'esse sattuvad hajutatud kiired annavad uduse kujutise. Kujutis on terav siis, kui ta tekib võrkkestal. Müopia korral on tarvis silma suunata hajunud kiired, seepärast lühinägelik lähendab eset silmale või silma esemele ning näeb selgelt ainult lähedalt. Lühinägelikkuse korrigeerimiseks kasutatakse kaksiknõugsläätsi (nn. miinusprille), mis vähendavad läätse valgustmurdvaid omadusi ja nihutavad fookuse võrkkestale. Lühinägelikkus võib olla sageli kaasa sündinud ning koolieas süveneda. Lühinägevusele võivad kaasuda raskematel juhtudel võrkkesta muutused (kuni võrkkesta irdumiseni ja nägemise kaotuseni). Seepärast on vaja nägemisteravust pidevalt kontrollida ning vajaduse korral prillidega korrigeerida. Samal ajal on tarvis tugevdada õpilaste tervist (kehakultuur, õige toitumine) ja jälgida koolihügieeni nõuete täitmist.

Hüpermetroopia ehk kaugelenägevus (joon. 19). Silmamuna lühi-

kese pikkitelje või silma optilise süsteemi nõrga valgustmurdva jõu tõttu koonduvad silma sattunud pralleelkiired fovea centralis'e taha, mistõttu võrkkestale langevad hajutatud kiired ja esemete kujutised on taas udused. Sellist silma nimetatakse kaugelenägevuslikuks ehk hüpermetroopseks silmaks. Nähtust ennast nimetatakse kaugelenägevuseks ehk hüpermetroopiaks. Lähim selgelt nägemise punkt on silmast märgatavalt kaugemal kui normaalse silma puhul. Selle häire korrigeerimiseks kasutatakse kaksikkumeraid läätsi (nn. plussprille), mis tugevdavad silma optilise süsteemi valgustmurdvat jõudu. On kaasasündinud häire, mitte ära vahetada vanaduse kaugelenägevusega.

Silma akommodatsiooni ealised iseärasused. Puhkeolekuakommodatsiooni puhul, s.o. vaatamisel kaugusse on läätseseesmise kumeruse raadius 10 mm, kõige suurema akommodatsioonipinge puhul, s.o. esemete vaatamisel kõige lähemas punktis, on kumerusraadius 5,3 mm. Läätsese tagumise kumeruse raadius muutub vähem, olles vastavalt 6,0 ja 5,3 mm. Silma akommodatsioon lähedale nägemiseks algab siis, kui otsene eseme kaugus silmast on 65 cm piires. Sel puhul algab ripslihase kontraktsioon, mis on väheldase amplituudiga. Eseme edasisel silmale lähendamisel suureneb akommodatsioon pidevalt kuni teatud piirini, millest lähemale pole enam võimalik selgesti näha. Vähimat kaugust, mille puhul ese on selgesti nähtav, nimetatakse lähima nägemise punktiks või kauguseks. Normaalse silma puhul asub kaugelenägemise punkt lõpmatuses. Vanemas eas silma akommodatsioonivõime väheneb seoses läätsese elastsuse vähenemisega. Lähedal olevate esemete vaatamisel silm ei väsi, kuna $\frac{1}{3}$ akommodatsiooni on varuks. Vanaduse kaugelenägevuse ehk presbüopia puhul lähima nägemise punkt hakkab nihkuma kaugemale, sest läätsese kumerdumine on vähenenud vastavalt elastsuse vähenemisele. 10-aastaselt on lähima nägemise punkt 7 cm kaugusel silmast, 20-aastaselt 8,3 cm, 30-aastaselt 11 cm ja 60-70-aastaselt 80-100 cm kaugusel.

Silmapõhja vaatlus. Kui öösel satub loomale silma autoprojektori valgus, näeb autojuht looma silmade välgatust valguse peegeldumise tõttu silma põhjalt. Seda valguse peegeldumise efekti kasutatakse silmapõhja uurimiseks silmapeegli abil (joon.20). Arst vaatab patsiendi silma kaugemalt, korrigeerides teravat nägemist vastava läätsesega. Samal ajal juhitakse peegli patsiendi silma valgus silmapõhja valgustamiseks. Joonisel 21 on antud silmapõhja skeem suurendatult. Vaatlemine toimub umbes

80 cm kauguselt, patsiendi silmast tulevad paralleelkiud pööratakse koondava läätses (+13 -+15) abil ümber. Selle näilise ümberpööratud pildi suhtes akommodeerib end arst. Antud meetodi puhul on suurendus umbes neljakordne, mis võimaldab jälgida samaaegselt võrkkesta suuremat piirkonda.

Silma siserõhk. Silma kuju ja dioptrilise süsteemi osade paigutus on konstantne, mis tagatakse tugeva sidekesta (sclera) ja silmasisese püsiva rõhu poolt. Silmasisene rõhk sõltub eelkõige silma kambrivedeliku tekkest ja selle „äravoolust“. Kambrivedelik tekib vereplasmast ultrafiltratsiooni teel ripslihase verekapillaaridest ekstratsellulaarsesse ruumi, kust valgub silma tagakambris. Viimasest läheb kambrivedelik eeskambris ja sealt Schlemmi kanali kaudu venoosesse süsteemi. Kambrivedeliku äravoolu häirumise tõttu võib silma siserõhk suureneda. Silma siserõhu patoloogilist tõusu nimetatakse glaukoomiks, millega võib kaasneda selline raske häire nagu võrkkesta irdumine. Silma siserõhu tõusu puhul on vastunäidustatud parasümpaatilist süsteemi väljalülitavate ainete (näit. atropiin) kasutamine, kuna need soodustavad silmakambri nurga ja Schlemmi kanali sulgumist ning takistavad seega kambrivedeliku äravoolu.

Tonomeetria. Silma siserõhku mõõdetakse silmaväliselt nn. impressioontonomeetri abil. Kõrgenenuks loetakse silma siserõhku alates 22 mm Hg. Akuutse glaukoomi staadiumis võib silma siserõhk ulatuda isegi 60 mm Hg.

1.5. Valgussignaali vastuvõtmine ja transformatsioon võrkkestas
Võrkkesta retseptorirakud on tihedas kontaktis pigmendirakkudega, mis on piiratud soonkesta veresoontega. Viimased tagavad retseptorirakkude ainevahetuse. Retseptorirakkude kihi ja klaaskeha vahel paiknevad horisontaal-, bipolaar-, amakriin- ning ganglionirakkude kihid (joon. 22).

Fotoretseptorite ehitus. Inimese silma retseptorirakkude kiht koosneb 120 miljonist kepikesest ja 6 miljonist kolvikesest, mis on erineva histoloogilise ehitusega. Kolvikesed on koondunud fovea centralis'e piirkonda, kuna kepikesed paiknevad võrkkesta perifeerses osas (joon. 23). Tsentraalses lohus kepikesed puuduvad. Kepikeste välimine osa koosneb umbes tuhandest membraanikettakesest ning kolvikeste välimine osa membraanisopistustest, mis on ülejäänud rakukehaga peene varre kaudu ühenduses. Fotoretseptorite välimised osad on ristlõikes korrapärase

mosaikstruktuuriga (joon. 24).

Nägemispigment. Nägemispigmenti molekulid on salvestatud kepikeste membraanikettakestes. Kepikeste poolt pimedas valmistatud nägemispigmenti (rodopsiin ehk nägemispurpur) lahus on punane, mis eriti hästi absorbeerib rohelist ja sinist valgust. Seda võib kindlaks teha absorptsiooni- või ekstinktsioonikõvera abil. Absorptsiooni all mõistetakse diferentsi uuritavas lahusesse sisenenud (I_s) ja sealt väljunud (I_v) valgushulga vahel. Ekstinktsioon on I_v ja I_s jagatise (kvootsiendi) negatiivne logaritm. Ekstinktsiooni määramine on eelistatavam, kuna selle väärtused ei sõltu lahuses oleva värvaine absoluutsest kontsentratsioonist. Rodopsiinilahusel on kaks absorptsioonimaksimumi, üks nähtava valguse osas umbes 500 nm ja teine ultravioletses piirkonnas umbes 350 nm kohal. Üksikute kepikeste jakolviikeste nägemispigmenti ekstinktsioonikõverad määratakse mikrospektrofotomeetri abil. Mikroskoobiga kontrollides juhitakse fotoretseptori välismembraanile väga väike valgusvihk, mis seejärel projitseeritakse, ning kõrgtundliku fotoraku abil määratakse absorptsioonikõver. Nendest uuringutest on selgunud: 1) kepikeste ja kolviikeste nägemispigmentidel on erinevad ekstinktsioonikõverad; 2) kepikeste ekstinktsioonikõver vastab rodopsiinile ja viitab skotoopilise nägemise spektraalsele tundlikkusele; 3) on olemas kolme erineva nägemispigmentiga kolviikesi (joon. 25).

Keemiline analüüs on näidanud, et rodopsiin koosneb glükoproteiinist (opsoniinist) ja kromofoorsest rühmast (11-tsiss-retinaal). Retinaal on vitamiin A_1 (retinooli) aldehüüd.

Nägemispigmenti lammutumine ja taastumine pärast valguse absorptsiooni. Valgustamisel rodopsiinilahus „pleekub“, tekib värvitu lahus, mis sisaldab opsoniini, samuti 11-transretinaali ja 11-transretinooli (redokstasakaal). Nägemispigmenti niisugune lagunemine toimub ka retseptorites nende valgustamisel. Transduktsiooniprotsessi esimeses astmes toimub pärast footoni absorptsiooni nägemispigmenti molekulis 11-tsissretinaali muundumine nn. all-trans-vormiks (stereoisomerisatsioon, joon. 26). Sellega juhitakse sisse nägemispigmenti mitmeastmeline lammutumine, mille käigus vabanevad väävelvesiniku sillad, ning otse või vaheproduktide kaudu aktiveeritakse Ca-ioonid. Viimased difundeeruvad fotoretseptori välismembraanile ja vähendavad selle läbilaskevõimet väikeste ionide (eriti Na-ioonide) suhtes,

mille tulemusena vallandub sekundaarne retseptoripotentsiaal. Fotoretseptorite primaarne retseptoripotentsiaal. Fotoretseptorites tekib väga lühikese peiteaja järel (vähem kui 1 ms) pärast valgustamist elektrilise potentsiaali kõikumine, s.o. primaarne retseptoripotentsiaal (PRP). Osa PRP komponente on registreeritavad ka temperatuuril 0°C (joon. 27). Seega pole PRP sõltuv ionide liikumisest läbi rakumembraani. PRP teke on seotud fotoretseptorite välimises osas olevate membraanikettakeste elektriliste laengute nihetega seoses nägemispigmenti stereoisomerisatsiooni ja lammutumisega.

Fotoretseptorite rakumembraani retseptoripotentsiaal. Selgroogsete võrkkesta fotoretseptoritel on hämaras madal rahu- e. rakumembraani potentsiaal (RMP), mis ulatub 20–40 mV-ni. Fotoretseptorite valgustamine põhjustab RMP hüperpolarisatsiooni, mida nimetatakse sekundaarseks retseptoripotentsiaaliks (SRP). SRP erinevalt PRP-st korreleerub retseptori membraani ionide läbilaskvuse muutustega. Valgustamisel fotoretseptori membraani läbilaskvus Na-ionide suhtes väheneb. Vastupidi teistele retseptoritele ei kehti fotoretseptorite jaoks skeem: erutus – RMP depolarisatsioon, vaid siin on tegemist skeemiga: erutus – RMP hüperpolarisatsioon. Kepikeste sekundaarne retseptoripotentsiaal kulgeb aeglasemalt kui kolvikeste oma, mistõttu kepikete süsteem on inertsem.

Sarv- ja võrkkesta püsipotentsiaal ja elektroretinogramm. Silmas võib makroelektroodidega registreeride kahte erinevat potentsiaali: 1) nn. püsipotentsiaali sarvkesta ja elektriliselt negatiivse võrkkesta vahel, mis kujutab endast alalisvoolu diferentsi klaaskeha ja võrkkesta vahel suurusjärgus 6–15 mV ja mis muutub sõltuvalt võrkkesta adaptatsioonist; 2) elektroretinogrammi (ERG), mis kujutab endast potentsiaali kõikumisi, vallandudes võrkkestalt kas valgustamise või pimendamise puhul (joon. 28). ERG koosneb mitmest lainest (a, b, c, d). Esimene, a-laine tekib arvatavasti retseptoripotentsiaalide summatsioonist. Aeglased b-lained kujutavad endast eeskätt gliarakkude potentsiaali kõikumisi ja c-lained pigmendirakkude potentsiaali muutusi seisundis „valgus sisse”; d-lained peegeldavad fotoretseptorite ja bipolaarsete rakkude membraanipotentsiaali kõikumisi seisundis „valgus välja”. Lühikeste valgussähvatuste puhul langevad b- ja d-lained kokku.

Võrkkesta ganglionirakkude retseptiivsed väljad. Võrkkest ku-

jutab endast neuronite võrku. Retseptoritelt tulevad signaalid kantakse sünapside kaudu bipolaarsetele ja horisontaalsetele rakkudele, kus tekivad aeglasel membraanipotentsiaali kõikumised. Bipolaarsete rakkude signaalid kantakse kas otseselt või amakriinrakkude vahendusel ganglionirakkude dendriitidele. Harilikult on üks ganglionirakk seotud paljude bipolaarsete rakkudega. Täpsem analüüs näitab, et ganglionirakud on seotud nii retseptor-, bipolaarsete, horisontaalsete kui ka amakriinrakkudega. Signaalkonvergens sõltub ganglionirakkude dendriitide hulgast ning horisontaalsete ja amakriinrakkude lateraalsete harude ulatusest. Mõlemad viimased neuronid on vastutavad lateraalse pidurduse eest signaalide ülekandel. Kuna üks fotoretseptor on kontaktis paljude bipolaarsete rakkudega ja need omakorda ganglionirakkudega, siis esineb võrkkesta neuronite võrgus ka teatav signaalide divergents. Nagu nähtub retseptorite (ca 125 milj.) ja ganglionirakkude (ca 1 milj.) vahekorrast, on inimese võrkkestas ülekaalus signaali konvergens.

Ganglionirakkude retseptiivne väli. Sünaptilised konvergensid ja divergentsid võrkkestas on aluseks ganglionirakkude retseptiivsele väljale (RV). Retseptiivne väli on võrkkesta see piirkond, kust vastavalt visuaalsele ärritusmustrile neuron kas pihurdub või erutub. Visuaalses süsteemis on neuroni retseptiivne väli sageli funktsionaalselt seotud võrkkesta mitmesuguste piirkondadega.

Võrkkesta ganglionirakkude liigid. Valgusega adapteerunud imetajate võrkkestas võib sedastada kahte liiki ganglionirakke, millel on antagonistlikult organiseeritud retseptiivsed väljad. Retseptiivne väli (RV) jaguneb tsentriks ja perifeeriaks (joon. 29). Nn. „sisse“-neuronid reageerivad nende RV tsentri valgustamisele depolarisatsiooniga, mis põhjustab impulsside sagemise neuronis ja tema aksonis. RV perifeeria valgustamine põhjustab hüperpolarisatsiooni ja neuraalse impulsatsiooni nõrgenemise (s.o. pidurduse). RV tsentri ja perifeeria samaaegne valgustamine annab summaarse efekti, kusjuures domineerivaks osutub RV tsentri erutus seisund. „Välja“-neuronite RV funktsionaalne organisatsioon on vastupidine. Nende adekvaatseks ärritajaks on valgustiheduse vähenemine RV tsentris ja valgustiheduse suurenemine RV perifeerias. „Sisse“- ja „välja“-neuronite hulgas võib eristada omakorda kahte tüüpi neuroneid: 1) nn. „toonilised“ neuronid, mis reageerivad valgustiheduse

adekvaatse muutumise korral pideva aktivatsiooniga; 2) faasilised neuronid, mis reageerivad ainult lühiaegse „sisse“- ja „välja“-aktivatsiooniga.

Simultaankontrasti neurofüsioloogilised alused. Hall ring pais-
tab valgel taustal tumedamana kui mustal taustal (joon.30). He-
leda ja tumeda piiril paistab hele osa heledamana ja tume tu-
medamana. Simultaankontrast on tingitud võrkkesta ganglionirak-
kude retseptiivse välja funktsionaalsest organisatsioonist. Re-
tina neuronite aktivatsioon heleda-tumeda piiril on sõltuv he-
leda-tumeda piiri paigutusest retseptiivsel väljal. Tugevaim
neuraalne aktivatsioon toimub siis, kui heleda-tumeda piir sa-
tub retseptiivse välja tsentri perifeeriaks ülemineku kohale
(joon. 31). Simultaankontrastil on oluline tähtsus ka nägemis-
teravuse seisukohalt.

Adaptatsioon valguse ja pimedusega. Minnes öösel valgustatud
ruumist välja, ei näe me algul midagi. Teatud aja möödudes on
võimalik eristada jämedaid kontuure. Adaptatsioon pimedusega
kulgeb aeglaselt. Kepikeste süsteem saavutab pimedusega adap-
teerumisel märgatavalt kõrgema tundlikkuse kui kolvikeste süs-
teem. Pärast enam kui 10-minutilist adaptatsiooni pimedusega
on kepikeste vaba fovea centralis vähem tundlik kui väljaspool
fovea centralis't asuv võrkkesta piirkond. Absoluutne nägemis-
lävi saavutatakse pärast kahetunnilist viibimist pimeduses.

Adaptatsioon ja nägemisteravus. Fotoopilise nägemise piirkon-
nas langeb nägemisteravus keskkonna valgustiheduse vähenemisel.
Peentrukki on võimalik lugeda ainult tugeva valgustuse puhul.
Kontrasti tajumise ja nägemisteravuse sõltuvust valgustihedu-
sest on võimalik seletada võrkkesta ganglionirakkude retseptiiv-
sete väljade suuruse muutusega. Retseptiivse välja tsenter muu-
tub lateraalse pidurduse puhul seda väiksemaks, mida suurem on
nn. ärritusmusteri keskmine valgustihedus. Skotoopilise adaptat-
siooni korral ei esine antagonistlikku organisatsiooni retsep-
tiivse välja tsentri ja perifeeria vahel. Kõik retseptiivset
välja moodustavad retseptorid põhjustavad valguse toimel „sis-
se“-neuronite erutuse ning „välja“-neuronite pidurduse. See ruu-
milise summatsiooni mehhanism põhjustab pimedusega adaptatsioo-
ni puhul koos retseptorite nägemispigmendi suurenemisega ka
võrkkesta tundlikkuse tõusu (joon. 32). Adaptatsioon valguse-
ga - vastupidine protsess adaptatsioonile pimedusega - toimub
märgatavalt kiiremini. Ta tekib pimedusega adapteerunud inime-

se sattumisel heledalt valgustatud keskkonda, mille tagajärjel inimese nägemissüsteem kohastub mõne sekundi vältel keskkonna suurema valgustihedusega. Seejuures võib algul esineda kiiresti mööduv pimestus.

Adaptatsioonimehhanismid. Fotoretseptorite lagundunud ja lammutamata nägemispigmenti vahekorra muutuste kõrval etendavad tähtsat osa adaptatsioonil pimeduse ja valgusega neuraalsed mehhanismid. Nimelt toimub neuraalsete mehhanismide vahendusel nägemise ümberlülitumine pimedusega adaptatsiooni puhul kolvikeste süsteemilt kepikeste süsteemile. Retinaalsete ganglionirakkude retseptiivsete väljade tsentrite suurust reguleeritakse lateraalse pidurdusprotsessi poolt, mis resulteerub võrkkesta horisontaalsete ja amakriinrakkude kaudu. Ka pupilli suuruse sõltuvus keskkonna valgustihedusest kujutab endast üht neuraalset komponenti adaptatsioonis pimeduse ja valgusega.

Lokaaladaptatsioon ja järelpilt. Lokaaladaptatsioon tekib siis, kui keskkonna konstantse valgustiheduse puhul võrkkesta teatud piirkondi valgustada erineva tugevusega. Kui vaadata 20 - 30 sekundi vältel geomeetrilise mustri ringi keskpunkti ja seejärel valgele foonile, siis tekib mitme sekundi vältel püsiv negatiivne järelpilt (joon. 33). Negatiivses järelpildis on tume see, mis originaalis on hele, ning hele see, mis originaalis on tume. Iga võrkkesta piirkond, kuhu moodustusid fikseeritud kujutise tumedad detailid, muutub tundlikumaks naaberpiirkonnadest, kus olid fikseeritud kujutise heledad detailid. Lokaaladaptatsioon värvilise ärritusmustriga kutsub esile täiendvärvustega järelpildi.

Pimestus. Järsk tugev võrkkesta valgustamine, näiteks öösel vastutuleva auto prožektoritest, kutsub esile pimestuse. Viimase all mõistetakse mööduvat vormitaju kadumist, kusjuures nägemislävi on kõrgenenud ja kontrastitaju redutseerunud. Äkkpimestus vallandab subkortikaalsete nägemiskeskuste kaudu silmalaugude reflektorse sulgumise.

Võrkkesta ülekande ajalised omadused. Kriitilise vilkumissageduse all mõistetakse sellist valgusimpulsside sagedust, mille puhul rütmiline valgusärritus ei põhjusta virvendus- ehk vilkumise efekti. Keskmiselt on kriitilise vilkumissageduse suurusks 22 - 25 Hz. Rütmiline valgusärritus sagedusega 5 - 15 Hz põhjustab võrkkesta neuronite eriti tugeva aktivatsiooni, mis vallandab ajus tugeva erutuse. Sellest tingituna võib vilkuv

valgus epileptilistel patsientidel põhjustada krambihoo.

1.6. Signaalitöötlus tsentraalses nägemissüsteemis

1.6.1. Tsentraalsed nägemisteed

Visuaalne informatsioon kantakse ajju nägemisnärvi (n.opticus) kaudu, mis moodustab võrkkesta ganglionirakkude aksonitest. Nägemisnärvid ühinevad koljupõhimikul, moodustades nägemisristmiku (chiasma opticum'i), kus võrkkesta nasaalselt poolelt pärinevad nägemisnärvi kiud ristuvad ja kulgevad vastaspoolele. Sama poole nägemisnärvi kiud, mis lähtuvad võrkkesta temporaalsest osast, moodustavad koos teise nägemisnärvi ristunud kiududega nägemiskulglä (tractus opticus'e), mis suundub nägemistee esimesse tsentraalsesse ümberlülituskohta, s.o. ajutüve corpus geniculatum laterale'sse, colliculi superiores'tesse ja prettektaalsesse piirkonda. Corpus geniculatum laterale neuronite aksonid suunduvad radiatio optica'na primaarsesse nägemiskorteksisse (väli 17 kuklasagara piirkonnas), kus omakorda ühinevad ühendusteed suuraju koore sekundaarse (väli 18) ja tertsiaarse (väli 19) nägemispiirkonnaga ning colliculi superiores'tega (joon. 34).

1.6.2. Signaalitöötlus colliculi superiores'tes

Colliculi superiores'te neuronid reageerivad eelkõige liikuvale visuaalsele ärritusmustrile ja on osaliselt ka suunatudlikud. Visuaalne ärritusmuster vallandab ainult siis neuronite aktiveerimist, kui ta liigub teatud suunas läbi retseptiivse välja. Colliculi superiores'te süvakihtides paiknevad neuronid, mis aktiveeritakse vahetult enne silmaliigutusi. Seega täidavad nad vaatemootorika kontrollifunktsiooni, mis tagab kujutise tekkimise fovea centralis'es.

1.6.3. Signaalitöötlus corpus geniculatum laterale's

Corpus geniculatum laterale's (CGL-is) lõpevad nägemisnärvi aksonid kuues kihis, milledest kolm on ühe ja kolm teise silma jaoks. Siinsed neuronid evivad samuti nagu võrkkesta ganglionirakudki kontsentriilselt organiseeritud retseptiivseid välju. Akromaatilise heleda-tumeda mustri jaoks. on CGL-is kaks erinevat neuronite rühma: 1) kontrastineuronid ja 2) heleduse-tumeduse neuronid. Mõlemas neuronite klassis esineb võrdses hulgas „sisse“- ja „välja“-neuroneid. Kontrastineuronid reageerivad väga tugevasti heleda-tumeda kontuurile retseptiivses väl-

jas (joon. 31). Heleduse-tumeduse neuronite aktivatsioon sõltub visuaalse ärritusmustrist keskmisest valgustihedusest kogu retseptiivse välja ulatuses. Värvetajuvatel imetajatel (näit. ahvidel) on osa CGL-i neuroneid värvusspetsiifiliselt organiseeritud retseptiivsete väljadega. Monokromaatiline valgusärritus vallandab vastavalt lainepikkusele kas erutuse või pidurduse. Osalt on retseptiivse välja tsentri ja perifeeria spektraalne tundlikkus erinev.

1.6.4. Signaalitöötlus visuaalses korteksis

Võrkkesta ja CGL-i neuronite tegevuse alusel hinnatakse visuaalseid signaale kromaatiliste omaduste, ruumilise kontrastijaotuse ja keskmise valgustiheduse suhtes nägemisvälja erinevates osades. Edasine signaalitöötlus jätkub suuraju visuaalses korteksis. Kuklasagara kolmes piirkonnas on esindatud pool kontralateraalsest nägemisväljast. Mikroelektroodimetoodika abil on näidatud, et suur osa visuaalse korteksi neuronitest ei vasta mitte lihtsale heleda-tumeda ärritusele, vaid kindla orientatsiooniga kontuuridele, kontuurikatkestustele jne. Kortikaalse signaalitöötluse spetsialiseerumise astet iseloomustavad mitmekesised kortikaalsed retseptiivsed väljad. Eristatakse lihtsaid, komplekseid ja hüperkomplekseid retseptiivseid välju.

Lihtne retseptiivne väli. Osa 17. välja neuronitest on nn. lihtsa retseptiivse väljaga, mis võib olla kontsentrilise ehitusega (analoogiliselt CGL-i neuronite retseptiivse väljaga) või „sisse“- ja „välja“-tsoonide paralleelse paigutusega. Kogu retseptiivse välja difuusne valgustus harilikult nende neuronite spontaanaktiivsust ei muuda. Kui valgussammas projitseerub retseptiivsele väljale paralleelselt celnimetatud tsoonidega, saadakse nende retseptiivsete väljade neuronite tugev aktivatsioon (joon. 43).

Kompleksne retseptiivne väli. Et aktiveerida kompleksse retseptiivse väljaga neuroneid, peab diferentseeritud ärritusmuster projitseeruma retseptiivsele väljale. Kompleksses retseptiivses väljas eristatakse omakorda ekstsitatoorseid ja inhibitoorseid retseptiivset välja. Kompleksse retseptiivse välja neuronid ei reageeri difuussele struktuuritule valgusärritusele.

Hüperkompleksne retseptiivne väli. Suuraju koore 18. ja 19. väljas on lisaks komplekssete retseptiivsete väljadega neuronitele veel hüperkomplekssete väljadega neuroneid. Need neuronid aktiveeruvad ainult siis, kui nende ekstsitatoorsele retseptiiv-

sele väljale projitseeruvad hele-tume-kontuurid on kindla orientatsiooniga ja piiritletud levikuga või kontuurikatkestused ning üksteist tõukavad kontuurid (nurgad).

Komplekssete ja hüperkomplekssete retseptiivsete väljadega neuronid reageerivad liikuvale ärritusmustrile märksa tugevamini kui liikumatule. Statsionaarse maailma „tserebraalne” pilt vahendatakse võrkkesta liikuvast ärritusmustrist. Selleks juhiavad ja reguleerivad kortikaalsed liikumistundlikud neuronid colliculi superiores’te kaudu nägemistajuks vajalikke silmade „kompimisliigutusi” ning pretektaalsete teede vahendusel akommodatsiooni ja pupilli suurust.

1.6.5. Kuju (vormi) tajumise neuraalsed alused

Kindla orientatsiooni ja pikkusega kontuurid, samuti kontuurikatkestused ja nurgad on optimaalseks ärritusmustriks visuaalse korteksi mitmesuguste neuronite jaoks, millede eri klasse arvatakse olevat vähemalt 15. Iga klassi neuronite võrgustikurumilises erutusmustris kajastatakse ärritusmusteri teatud omadused. Kuju tajumiseks on vajalik ka suuraju koore teiste piirkondade, eriti kiirupiirkonna kõrgemate assotsiatsioonialade osavõtt, millede kahjustusel tekib optiline agnoosia (vaadeldavaid esemeid ei tunta ära nende kuju alusel).

Optilised pettekujutised (illusioonid). Kortikaalsete visuaalsete neuronite retseptiivsete väljade organisatsioon võimaldab seletada mõningate optiliste pettekujutiste tekkimist. Joonisel 34 (A) võib selgesti näha valget ruutu mustal foonil. Ärritusmusteri nn. kujutäiendus on arvatavasti tingitud kortikaalsete neuronite hüperkomplekssetest retseptiivsetest väljadest, kus reaktsiooni maksimum saavutatakse siis, kui toimivad kindla orientatsiooniga kontuurid. Joonisel 34 (B) toodud Mülleri-Lyeri illusioon on tingitud sellest, et ka sirge pikkuse „lihtne” tajumine on seotud kortikaalsete neuronite komplekssete retseptiivsete väljadega, kus nurk vertikaalse ja külgedel paiknevate sirgete vahel pikkuse tajumist mõjustab.

Kuju ja fooni osa vormi tajumisel. Vaadeldes joonisel 34 (C) toodud figuuri, võib näha kas musta karika siluetti valgel taustal või kahte üksteisele vastastikku naeratavat valget profiili mustal foonil. Kestval vaatlemisel vahelduvad selle ärritusmusteri figuurid ja taust, ilma et me seda ära hoida saaksime. Nähtavasti etendavad visuaalsete kujutiste äratundmises peale ülal esitatud signaalitõõtluse kortikaalsete neuronite kompleks-

setes ja hüperkomplekssetes retseptiivsetes väljades osa kakõrgemate keskuste teised neuraalsed operatsioonid.

Kuju ja suuruse konstantsus. Tavaliselt näeme esemeid kujult ja suuruselt muutumatuina ka siis, kui nende kujutiste vorm ja vaatenurgad võrkkestal muutuvad. Näiteks meist mööda sõitev jalgrattur näib alati ühesuurusena, sõltumata distantsist. Jalgratta ratas jääb meie jaoks ikkagi ümmarguseks, vaatamata sellele, et ta võrkkestale on projitseerunud ellipsikujulisena. See vormi (kuju) ja suuruse konstantsus on tingitud meie kogemustest. Informatsiooni esemete suuruselt ja kaugusest annavad silmade konvergens ja akommodatsioon tagasiside kaudu.

1.7. Nägemisteravuse määramine

Fikseeritud eseme kujutis projitseerub silmade normaalse asetuse puhul mõlema silma fovea centralisesse. Igapäevasest kogemusest on teada, et fotoopilise nägemise puhul on nägemisteravus kõige suurem kujutise fiksatsiooni kohas ja väheneb nägemisvälja perifeeria suunas. Nägemisteravust (visus - nägemisteravus kõige selgemas nägemise kohas) määratakse Landolt' ringide, normeeritud kirjatähtede, numbrite jne. abil.

Visus (V) on defineeritav järgmise valemiga:

$$V = \frac{1}{\alpha} \cdot (\text{nurgaminut}^{-1}),$$

kus α on tühik nurgaminutites, mida vaatlusalune Landolt' ringis eristab (joon. 36). Visus (nägemisteravus) on 1, kui α võrdub 1 nurgaminutiga. Visust, mida on mõõdetud pärast refraktsioonivea korrigeerimist prillidega, nimetatakse visus cum correctione (visus c.c.). Määratakse visus ilma prillideta, siis kasutatakse terminit visus sine correctione (visus s.c.). Nägemisteravuse vähenemine fovea centralis'est võrkkesta perifeeria suunas on tingitud peamiselt kolmest tegurist: 1) dioptrilise aparaadi kujutise kvaliteet on fovea centralis'e piirkonnas parem kui perifeerses võrkkestas; 2) kolvikeste tihedus on fovea centralis'es kõige suurem; 3) retinaalsete ja kortikaalsete neuronite retseptiivse välja tsentri läbimõõt suureneb võrdeliselt kaugusega fovea centralis'est.

1.8. Nägemisvälja määramine (perimeetria)

Monokulaarseks nägemisväljaks nimetatakse seda osa visuaalsest keskkonnast, mis on tajutav ühe liikumatu silmaga. Binokulaar-

ne nägemisväli moodustab keskkonnast selle osa, mida tajutakse mõlema silmaga üheaegsel vaatamisel. Binokulaarse nägemisvälja keskel on piirkond, mis on nähtav mõlema silmaga. Nägemisvälja lateraalsed alad on nähtavad vastavalt ainult parema ja vasaku silmaga. Vaatevälja all mõeldakse visuaalse keskkonna seda piirkonda, mida liikumatu pea, kuid vabalt liikuvate silmade poolt tajutakse. Visuaalsete aistingute kadumist nägemisvälja mingis osas nimetatakse nägemisvälja tumestuseks ehk skotoomiks, mis võib tingitud olla nii võrkkesta kui ka nägemisteede kahjustusest. Nägemisvälja määramiseks kasutatakse perimeetrit. Nägemisvälja suurus sõltub ka värvustest. Kõige väiksem on nägemisväli rohelise värvuse korral. Värvipimedus nägemisvälja perifeerses osas on tingitud kolvikeste puudumisest võrkkesta äärel. Iga silma nägemisväljas on füsioloogiline skotoom pimetähnina. Viimane kujutab endast nägemisnärvi (n.opticus'e) väljumiskohast silmast, milles võib veenduda joonistel 36 ja 39 toodud ristikeste vaatamisel parema silmaga kauguselt, kus kaob 'Landolt' ring, tavaline ring või hiire siluett (vasak silm on samal ajal suletud).

1.9. Binokulaarne nägemine

Vahelduvalt monokulaarselt ja binokulaarselt vaadatud ese näib ikka samasugusena, kuid binokulaarselt vaadatuna saadakse ruumilise sügavuse efekt. Kuna silmad paiknevad peas erinevates kohtades, siis keskkonnas olevate esemete kujutised mõlemal võrkkestal erinevad nii geomeetriliselt kui ka optiliselt. Need erinevused (diferentsid) ongi ruumilise sügavuse tajumise (stereoskoopia) tähtsaks eelduseks. Binokulaarne diferents ~~vahendab~~ vaatega fikseeritud eseme kaugenemisel silmast. Seetõttu on sügavustaju seda väiksem, mida kaugemal on vaadeldavad esemed. On võimalik ka osaline monokulaarne ruumiline nägemine, millele aitavad kaasa tuntud eseme suuruse erinevus tundmatust, ülekattumine, perspektiivsus ja parallaktilised nihked pea liikumisel. Suur tähtsus orienteerumisel keskkonnas on ruumitajul. Tema ruumitajule on inimene võimeline määrama suure täpsusega esemete asukohta ruumis. Monokulaarse nägemise puhul määratakse vaateväljas asetsevate esemete asukoht rea tunnuste abil: 1) lähemal paiknevad esemed varjavad kaugemal asetsevaid; 2) lähemal olevad esemed projitseeruvad vaateväljas madalamale kui eemal asetsevad (seda võib täheldada iga foto või pildi vaatamisel,

kus lähemal olevad esemed on kaugematega võrreldes allpool); 3) lähemad esemed projitseeruvad võrkkestal suuremana kui kaugemad; sellel põhineb eseme kauguse praktiline määramine silmamõõdu järgi (me võrdleme tundmatute objektide suurust mingi tuntud objekti suurusega); 4) kaugemal astsevad esemed on vähem selgelt nähtavad; 5) kaugel paiknevate esemete värvus kaotab oma küllastuse, läheneb üha enam hallile (monokromaatilisele) toonile; 6) kui vaataja ja vaadeldavad objektid muudavad oma asukohta, siis eemal asetsevatest objektidest võrkkestal tekkiva kujutise ümberpaigutumise nurkkiirus on väiksem, lähematest objektidest tekkiva kujutise nurkkiirus suurem. Näiteks liikuva vaguni aknast lähedalt mööduvate telefonipostide kujutised liiguvad võrkkestal väga kiiresti, 3-4 km kauguselt jälgitava liikuva lennuki kujutis liigub aga võrkkestal märgatavalt aeglasemalt. Analoogiline kujutiste ümberpaigutumine leiab aset ka pea ja silmade liigutamisel. Vaadeldes 100-200 meetri kaugusel asuvaid objekte, tajume neid ruumiliselt ühtaolistena nii ühe kui kahe silmaga vaatamisel. Objekti lähedal võimaldab binokulaarne nägemine aga tunduvalt täpsemat ruumitaju kui monokulaarne nägemine. Selles võib kergesti veenduda katse varal, kui püüame niiti nõelasilma viia ühe või mõlema silmaga vaatamisel. Kahe silmaga vaatamisel õnnestub see üsna hõlpsasti. Binokulaarsel nägemisel peavad mõlema silmaga nähtavad kujutised liituma üheks. Eseme kujutis peab mõlema silma võrkkestal seega langema samadesse nn. korrespondeerivatesse punktidesse. Kahe kujutise nägemine ühena, nende liitumine (fusioon) on keerukas akt, milles teatud osa etendavad ka praktilised kogemused. Binokulaarne nägemine võimaldab paremini näha 1-5 m kaugusel paiknevaid esemeid. Kaugustel üle 200 m ei ole binokulaarsel nägemisel (ilma spetsiaalse aparatuurita) monokulaarse nägemise ees eeliseid. Binokulaarse nägemisega on seotud silmamõõt. Silmamõõdu abil on võimalik üsna täpselt kindlaks määrata tasapinnaliste ja ruumiliste objektide mõõtmeid. Sirge pikkuse hindamisel on viga umbes $1/40 - 1/60$, kolmnurga kõrguse hindamisel isegi $1/60 - 1/150$.

1.10. Värvide nägemine ehk värvitaju

Värvitaju ei sõltu mitte ainult ärritusest ja retseptoritest, vaid ka signaalitöötluse neuraalsetest protsessidest. Ühe poolt me eristame nähtava spektri värve, mis annavad sinise, roheli-

se, kollase ja punase taju, teiselt poolt tajume värvusi, mida spektris pole, näiteks purpursed toonid punase ja sinise vahel. Iga värvust iseloomustab toon, küllastatus ja eredus. Värvitoonid moodustavad värvide loomuliku gamma, mis kvalitatiivselt moodustab värvusringi alates punasest üle kollase, rohelise, sinise ja violetse tagasi punaseni. Värvitoon ja küllastatus määravad ära värvuse liigi. Värvuse küllastatus sõltub tema valge ja musta tooni sisaldusest. Spektraalne punane annab valgega segatult roosa värviliigi. Värviliigid võimaldavad konstrueerida kolmedimensioonilise „värvusruumi“. Üks taolisi on P.Otto poolt (1812) esitatud nn. värvikera. Iga värvus on esindatud sellel keral kindlas kohas, mis võimaldab iseloomustada värvitaju tähtsamaid omadusi: 1) kõigi värvuste tajumine värvusruumis moodustab ühtse gamma, kus üleminek naabervärvusele toimub sujuvalt; 2) värvusruumi iga piirkonda on võimalik defineerida kolme suuruse kaudu; 3) värvusruumil on polaarne struktuur, mille alusel musta vastas paikneb valge, rohelise vastas punane ja sinise vastas kollane värvus. Värvusi, mis optiliselt segamisel annavad valge värvuse, nimetatakse täiend- ehk komplementaarvärvusteks.

Värvide nägemise teooria. Värvide nägemise trikromaatilise teooria rajajaks on M.Lomonossov. Teooriat arendati edasi Youngi, Maxwelli ja Helmholtzi poolt. Selle teooria alusel on tegemist kolme liiki kolvikestega, mis on tundlikud vastavalt rohelise, punase ja sinise värvuse suhtes. Seda seisukohta on kinnitatud kaasaegsete elektrofüsioloogiliste uurimismeetoditega.

Vastuvärvuse teooria. Kui vaadelda halli ringi hallil foonil, siis näib see värvilise simultaankontrasti tõttu punakana. Värvilised simultaan- ja suksessiivkontrastide (värvilised järelpildid) fenomenid andsid aluse Heringule vastuvärvuse teooria loomiseks. Selle teooria põhjal eristas Hering nelja põhivärvi: punast, kollast, rohelist ja sinist, millede alusel on paarikaupa organiseeritud antagonistlikud füsioloogilised protsessid. Selle põhjal eristatakse värvuste vastandpaare roheline-punane ja kollane-sinine ning akromaatiline valge-must. Vastuvärvuse teooria eeldab niisulis antagonistlikke värvusspetsiifilisi neuraalseid mehhanisme. Kui roheline vallandab värvusspetsiifilises neuronis erutuse, siis punane põhjustab samas neuronis pidurduse. Need Heringi poolt postuleeritud antagonistlikud protsessid on osalt täheldatavad juba nende närvi-

rakkude reaktsioonides, mis on vahetult ühenduses retseptoriga. Värvust tajuvatel organismidel on punase-rohelise horisontaalrakud, mis nende retseptiivse välja valgustamisel spektraalse valgusärritusega 400 - 600 nm piires reageerivad hüperpolarisatsiooniga, kuna valguskiired pikkusega üle 600 nm põhjustavad depolarisatsiooni. Kollase-sinise horisontaalrakud hüperpolariseeruvad lainepikkusel alla 530 nm ja depolariseeruvad lainepikkusel 530 - 620 nm (joon. 40). Ka võrkkesta ganglionirakkude kihis ja corpus geniculatum laterale's on värvus-spetsiifilise reaktsiooniga neuroneid. Vastavalt vastuvärvuse teooriale vallandab neuroni retseptiivse välja tsentri valgustamine teatud värvust valgusega erutuse, teisega aga pidurduse (joon. 42). Retseptiivse välja perifeerse osa spektraalne tundlikkus on osalt vastupidine retseptiivse välja tsentri spektraalsele tundlikkusele. Joonisel 41 esitatud skeem illustreerib, kuidas kolm erinevat liiki kolvikest on ühendatud värvusspetsiifiliste neuronitega.

Värvitaju häired. Värvitaju häired võivad olla tingitud kas nägemispigmenti, fotoretseptorite ja neuronite signaalitöötluse või dioptrilise aparaadi spektraalse läbilaskvuse patoloogilistest muutustest. Päriliku värvitajuhäire puhul on haaratud mõlemad silmad. Väga haruldane on ühe silma värvitajuhäire. Protanoopidel ja deuteranoopidel on häiritud punase-rohelise vastuvõtt. Protanoop vahetab punase musta, tumehalli, pruuni või osalt ka rohelisega nagu deuteranoop. Protanoobil esineb spektris värvitu ala 480 ja 495 nm vahel, deuteranoobil 495 ja 500 nm vahel. Väga harva esinevad tritanoobid vahetavad ära kollase ja sinise. Spektri sinine-violetne ala näib nendele mustana või hallina. Tritanoobil esineb värvitu ala spektris 565 ja 575 nm vahel. Täielikku värvipimedust esineb alla 0,01 %-l inimestest. Need inimesed näevad kogu maailma sellisena nagu normaalne värvide nägija must-valges filmis või televiisoris, s.o. erineva astmega halltoonides (monokromaasia). Täieliku värvipimeduse puhul on häiritud ka adaptatsioon valgusega. Värvipimedatel on väga madal pimestuslävi, mis tingib fotofoobia tekke. Seetõttu peavad nad päeval kandma tugevaid päikeseprille. Täieliku värvipimeduse puhul on kolvikestes sama nägemispigment mis kepikesteski, s.o. rodopsiin. Kepikeste süsteemi häirete puhul ei esine värvitaju häireid, kuid sellised inimesed adapteeruvad halvasti pimedusega, mis väljendub kanapimeduses ehk heme-

raloopias, s.o. ei nähta hämaras, öösel. Peamiseks põhjuseks võib olla vitamiin A₁ puudus toidus või selle omastamise häired.

Värvitaju häirete diagnostika. Meestel esineb värvipimedust sagedamini kui naistel. Meestest on protanoope 1,1 % ja deuteranoope 1,5 %, naistest vastavalt 0,05 % ja 0,3 %. Normaalne trikromaatiline nägemine on väga tähtis paljude elukutsete puhul, kus on vaja arvestada ja jälgida värvussignaale (piloodid, vedurijuhid, tänavaliiklusvahendite juhid, moekunstnikud, disainerid jt.). Värvitajuhäirete lihtsaimaks kindlakstegemise viisiks on nn. pseudoisokromaatiliste tabelite kasutamine, kus värvilaikude toonid on fooniga ühesugused.

1.11. Silmaliigutused, liikumistaju ja nägemise sensomotoorne integratsioon

Silma motoorne aparaat. Inimese silma liigutavad 6 välimist silmalihast (joon. 45), mida innerveerivad kolm peanärvi: n.oculomotorius, n.trochlearis ja n.abducens. N.trochlearis innerveerib m.obliquus superior'i, n.abducens - m.rectus lateralis't ja n.oculomotorius ülejäänud välimisi silmalihaseid, s.o. m. rectus medialis't, m.rectus inferior'i, m.rectus superior'i ja m.obliquus inferior'i.

Motoorsete närvide neuronid paiknevad ajutüves, kus nad moodustavad vaatamootorika keskused, mis koordineerivad mõlema silma liigutusi nii, et eseme kujutis langeks nii paremas kui ka vasakus silmas fovea centralisesse. Joonisel 44 toodud skeem illustreerib erinevate silmalihaste osa silmamuna liigutamisel. Silmaliigutuste liigid. Mõlema silma ühtses liikumises võib eristada kolme erinevat programmi. Konjugeeritud silmaliigutuste abil võivad silmad üheskoos liikuda üles, alla, paremale ja vasakule. Kui fikseeritakse vahelduvalt kaugel ja lähedal asuvaid esemeid, siis esinevad nn. vergentsiliigutused: lähedale vaatamisel mõlema silma nägemisteljed koonduvad (konvergentsiliigutus), kaugemale vaatamisel aga eemalduvad (divergentsiliigutus). Kolmanda liigi moodustavad rotatoorsed frontaaltasandis liigutused, mis vallanduvad pea kallutamisel küljele. Viimased on loomadega võrreldes inimesel siiski nõrgalt väljendunud.

Silmaliigutuste ajalised vahekorrad. Vabal ringivaatamiselliguavad meie silmad kiirete nõksatustega (nn. sakadeeritud liigu-

tused) ühest fiksatsioonipunktist teise. Sakadeeritud liigutuste (sakaadide) amplituud võib ulatuda mõnest nurgaminutist (mikrosakaadid) paljude kraadideni (makrosakaadid), näiteks fiksaatsioonipunkti vahetumisel vaatevälja paremalt poolelt vasakule. Silmade keskmine nurkkiirus sakadeeritud liigutuste puhul on $200 - 400 \text{ kraad} \cdot \text{s}^{-1}$, kusjuures suurte sakaadide maksimaalne kiirus võib ulatuda kuni $600 \text{ kraad} \cdot \text{s}^{-1}$. Sakaadide kestus on $10 - 100 \text{ ms}$.

Järgivad silmaliigutused. Jälgides liikuvat objekti silmadega, toimuvad aeglased järgivad silmaliigutused, mille nurkkiirus läheneb liikuva objekti nurkkiirusele. Aeglaste järgivate silmaliigutuste ülesanne on tagada liikuva eseme kujutis mõlema silma fovea centralis'es, s.o. võrkkesta teravaima nägemise kohas. Järgivaid silmaliigutusi koordineeritakse harilikult pealiigutustega. Kui jälgitakse kiiresti liikuvat objekti, siis algavad silmaliigutused enne pea liikuma hakkamist. Mõlemad liigutused (s.o. silmade ja pea) koordineeritakse vaatemotoorika keskuste poolt. Kui fikseerida silmadega liikumatu ese ja liigutada (pöörata) pead, siis liiguvad silmad aeglaste järgivate liigutustega pea liikumisele vastassuunas. Seda võib jälgida peegli abil järgmiselt: fikseerides vaate ühe silmaga peeglisse ning pöörates pead aeglaselt paremale ja vasakule, üles ja alla, näeme, et silmad liiguvad samas ulatuses silmakooas ning näivad paigalseisvaina.

Silmaliigutuste neuraalne kontroll. Aeglased järgivad silmaliigutused ja sakaadid on kaks erinevat binokulaarselt koordineeritavat silmaliigutuste liiki, mida täiendatakse kolmanda programmiga, s.o. „peatuskorraldusega“ fiksatsiooniperioodil. Nende erinevate programmide koordineerimine toimub ajutives paiknevates vaatemotoorika keskustes. Järgivaid silmaliigutusi kontrollitakse neuronikogumiku poolt, mis paikneb mesentsefaalses retikulaarformatsioonis. Selle piirkonna kahjustumisel ei toimu visuaalselt vallanduvaid silmaliigutusi. Samal ajal aga vestibulaarselt vallanduvad silmaliigutused oluliselt ei muutu. Sakadeeritud silmaliigutusi kontrollitakse aga silla piirkonna retikulaarformatsiooni poolt. Nendesse piirkondadesse saabuvad peale indirektsete visuaalsete erutusimpulsside veel impulsid välimiste silmalihaste proprioretseptoritest, vestibulaartuumadest ja vülkeajust. Väikeaju kahjustuse korral väheneb märgatavalt sakadeerivate liigutuste ja fiksatsiooni täpsus.

Joonisel 46 toodud skeem illustreerib horisontaalsete silmaliigutuste regulatsiooni. Suuraju koore nägemispiirkonnad ning frontaalne silmaala kontrollivad colliculi superiores'te ja pretektaalse piirkonna kaudu seoseid vaatemotoorika keskustega. Nimetatud seosed on eriti tähtsad visuaalse ärritusmusteri ja silmade nn. kompimisliigutuste seostamisel (integratsioonis). Seosed vestibulaartuumade ja ajutüve vaatemotoorika keskuste vahel tagavad reflektorselt silmade seadumuse vastavalt peasen-
di muutumisele ruumis. Vestibulaarselt vallanduvate okulomotoorsete reflekside ülesanne on tagada vaate fikseerimispunkti säilimine pea liikumisel. Kui vestibulaarsüsteemi retseptorites või vestibulaartuumades tekib patoloogiline erutus, siis võib see ise silmaliigutused esile kutsuda. Vallandub nn. vestibulaarne nüstagm koos peapöörituse ja liikumistajuga liikumatu oleku puhul.

Optokineetiline nüstagm. Sakaadide ja aeglase järgivate silmaliigutuste perioodiline vaheldumine ehk nüstagm kutsutakse esile liikuva ärritusmusteri poolt. Kui fikseerida sõitva auto külgaknast vaatega teatud punkt (koht), siis järgivad mõlemad silmad samaaegselt sõidusuunaga näivalt vastupidi liikuvat visuaalset ärritusmusterit. Kiirete nõksuvate liigutustega (sakaadidega) saavutatakse uus fikseerimispunkt, mida püütakse kindlana hoida aeglase järgivate silmaliigutustega. Kuna antud juhul vallandab nüstagmi liikuv ärritusmuster, siis nimetatakse seda optokineetiliseks nüstagmiks. Optokineetiline nüstagm tekib ka siis, kui katsealune vaatab mõõdulinti, mis liigub tema ees rõht- või püstsuunas. Sel juhul toimuvad kiired silmaliigutused lindi liikumisega vastupidises suunas ja aeglasel silmaliigutused lindi liikumisega samas suunas.

Visuaalne liikumistaju on nägemise modaalsuse üks omapärasemaid aistingukvaliteete. Liikumistaju kujuneb liikumisspetsiifiliste neuronite süsteemi kaudu, mis kõrgematel loomadel paikneb visuaalses korteksis. Nagu uurimused on näidanud, on liikumistaju seotud silmade, pea ja keha liigutustega.

Liikumistaju lävi. Liikumine on objektide asukoha muutus paikalseisva kordinaatsüsteemi suhtes. Eseme liikumise tajumisel eristatakse ülemist ja alumist läve. Alumine lävi (1-2 nurgaminutit sekundis) on fotoopilise nägemise puhul vähim fovea centralis'e piirkonnas. Läviväärtused suurenevad siis, kui liikumine toimub visuaalselt eriti „tühjas“ väljas (näiteks liikuv

valguspunkt eriti tumedas ruumis). Alumisest visuaalsest liikumistaju lävest kõrgemal (kuni kiiruseni 300-400 kraadi sekundis) tajutakse peale liikumise ka liikumise suunda. Väikes-te objektide suhtes kasvab liikumistaju lävi koos kauguse suurenemisega fovea centralis'est. Liikumistundlikkus langeb sarnaselt nägemisteravusega fovea centralis'est võrkkesta perifeeria suunas. Siiski on liikuv ärritus vaatevälja perifeerias ~~mär-~~gavam kui fovea centralis'e piirkonnas, kuna uuesti vaatevälja ilmuvad liikuvad objektid vallandavad reflektorselt silmade ja pea liigutused.

Silmaliigutused ja liikumistaju. Liikumist võib tajuda liikumatute silmade puhul, kui eseme kujutis paigutub võrkkestal ümber. Liikumist võib aga tajuda ka siis, kui liikuva objekti kujutis hoitakse järgivate silmaliigutustega fovea centralis'es kindlas kohas. Teiselt poolt ei teki aga liikumistaju silmadega ringivaatamisel, olgugi et keskkonna kujutis sakadeerivate liigutustega võrkkestal ümber paigutatakse. Silma passiivne küljelt sõrmega edasi-tagasi liigutamine liikumistaju kujutise ümberpaigutamise tõttu siiski vallandab. Kokku võttes võib märkida, et liikumistaju on tingitud tsentraalsetest neuraalsetest mehhanismidest, mis sidestavad silmade ja pea liigutused võrkkesta visuaalsete signaalidega.

Silmaliigutused komplekssete ärritusmustrite puhul. Tavalisel ümbruse vaatlemisel vahelduvad sakaadid fiksatsiooniperioodidega. Silmaliigutused võivad toimuda silma munaja kaju tõttu kõigis suundades. Silmaliigutuste kahedimensioonilisel registreerimisel võib täheldada, et silmaliigutused määratakse ära visuaalse ärritusmusteri kontuuride, kontuurikatkestuste ja -siselõikumistega. Inimese näo vaatlemisel on peamisteks vaatefiksatsiooni punktideks (piirkondadeks) silmad ja suu. See tähelepanek viitab asjaolule, et vaatemotoorika regulatsioon ei toimu ainult ärritusmusteri formaalsete omaduste põhjal, vaid lähtudes visuaalsete signaalide tähendusest ja olulisusest. Kestval vaatlemisel tekib silmade nn. kompleksi liigutuste alusel ärritusmusteri „liikumispilt“. Selle sensoorse-motoorse koordinaatsioonimehhanismi ~~neuraalseid aluseid tuleb eelkõige otsida~~ visuaalse korteksi ja ajutüve vaatemotoorika vahelistest seostest. Nägemiskorteksi komplekssete ja hüperkomplekssete retseptiivsete väljadega neuroneid aktiveeritakse eriti ärritusmusteri kontuuride ja kontuurikatkestustega. On tõenäoline, et need neuronid

võtavad osa silmade kompimisliigutuste regulatsioonist seoste kaudu, mis toimuvad colliculi superiores'te vahendusel. Ajukoores sensoorsed keskused määravad selle, enamasti alateadvuslikult kulgeva kontrollfunktsiooni kaudu ära, milline osa visuaalsest keskkonnast igal ajamomendil fovea centralis'es kujutatakse. Diferentseeritud vormitaju toimub peaaegu ainult fovea centralis'e projektsiooni piirkonnas. Võrkkesta perifeeria ja sellega seotud tsentraalse visuaalse süsteemi osade ülesandeks on tagada eeskätt vaatevälja uuesti sisenevate, s.o. liikuvate objektide tajumine, mis siis reflektorsete vaateliigutustega projitseeritakse fovea centralis'esse.

2. Kuulmisanalüsaator

Kuulmisemeel on inimese jaoks väga tähtis, kuna ta on seotud rääkimisfunktsiooniga. Seetõttu kujutavad kurtus ja kuulmishäired endast tõsist meditsiinilist probleemi, sest kurtus võib sageli põhjustada märgatavaid muutusi ka psüühikas. Psüühika muutused on tingitud eeskätt sotsiaalse kontakti puudulikkusest.

2.1. Kuulmisärrituste füsioloogiline iseloomustus

Kuulmisaistingud tekivad heli toimel. Heli all mõistetakse elastse keskkonna molekulide lainetaoliselt levivat võnkumist. Meid ümbritsevaks elastseks keskkonnaks on atmosfääriõhk. Võnkumised õhus (õhuheli) kutsutakse esile võnkuvate kehade poolt, (helihark, kõlari membraan), mis kiirendavad neid vahetult ümbritsevate õhumolekulide liikumist. Need omakorda annavad võnkumisenergia edasi naabruses olevatele molekulidele jne. See protsess levib ümber heliallika kontsentriliste lainetena. Õhus on helilainete levimisekiirus ca 340 m/sek. Molekulide võnkumisel tekivad vaheldumisi tsoonid, kus molekulid asetsevad vastavalt tihedalt ja hõredalt. Nendes tsoonides on ka rõhk vastavalt kõrgem või madalam. Tekkinud rõhuamplituudi nimetatakse helirõhuks. Helirõhku mõõdetakse nagu iga teistki rõhku kas N/m^2 või $düün/cm^2$ (mikrobaar). Enamasti kasutatakse akustikas teist mõõtu, nn. helirõhupeeli, mille alusel helirõhku väljendatakse detsibellides (dB). Viimased kujutavad endast suhtarve, kusjuures helirõhku P_x võrreldakse teatud kindla helirõhuga P_0 , milleks on võetud $2 \cdot 10^{-5} N/m^2$ ehk $2 \cdot 10^{-4} düün/cm^2$. Saadakse jagatis $P_x : P_0$, mis logaritmitakse ja korrutatakse 20-ga. Seega võib helirõhupeeli (L) defineerida järgmiselt:

$$L = 20 \cdot \log_{10} \frac{P_x}{P_0} \text{ (dB)}.$$

Olgu näiteks ühe tooni helirõhk $P_x = 2 \cdot 10^{-1} \text{ N/m}^2$. Siis saame:

$$\frac{P_x}{P_0} = \frac{2 \cdot 10^{-1}}{2 \cdot 10^{-5}} = 10^4; \quad L = 20 \cdot \log_{10} 10^4 = 20 \cdot 4 = 80 \text{ (dB)}.$$

Seega helirõhk $2 \cdot 10^{-1} \text{ N/m}^2$ vastab helirõhupeelile 80 dB. Sagedeli tähistatakse helirõhupeeli väärtusi kui „dB SPL”. Täiend SPL („sound pressure level”) rõhutab, et helirõhu arvulised väärtused on saadud ülaltoodud võrrandi põhjal, kus lähterõhuna (P_0) on helirõhk $2 \cdot 10^{-5} \text{ N/m}^2$.

Heliintensiivsuse all mõistetakse ühes ajaühikus ühe pinnauhiku kohta tulevat helienergiat, mis antakse vattides ruutmeetri kohta (W/m^2). Heli väljale rõhuga $2 \cdot 10^{-5} \text{ N/m}^2$ vastab heliintensiivsus 10^{-12} W/m^2 .

Helisagedust väljendatakse hertsides (Hz), mis tähistab võngete arvu 1 sekundis. Kui heliefekt koosneb mõnest võnkest, nimetatakse seda tooniks (joon. 50). Puhtaid toone igapäevases elus praktiliselt ei esine. Enamikul juhtudel koosneb heli paljustest võngetest. Niisugust heliefekti nimetatakse kõlaks. Kõlas võib eristada ühe põhitooni kõrval hulga ülemtoone, mis laatuavad põhitoonile. Põhitooni on võimalik kindlaks teha helirõhu muutuste perioodika alusel. Ülemtoonid tingivad suure kõlarikuse, mis tuleb eriti esile orkestris. Heliefekti, mis sisaldab praktiliselt kõiki sagedusi kogu kuulmispiirkonna ulatuses, nimetatakse müra. Müra puhul ei esine helirõhu perioodilisi muutusi (joon. 50 C).

2.2. Kuulmise anatoomilised alused

Heli võetakse vastu väliskõrva kaudu ja edastatakse kuulme- e. trummikilele (joon. 51). Kuulmekile on õhuke pärilmüttrivärviläikiv membraan, mis asub välis- ja keskkõrva piiril ning suleb seestpoolt välimise kuulmekäigu. Keskkõrv on täidetud õhuga ning kosneb trummiõõnest ja kuulmeluukestest: vasarast, alasist ja jalusest. Nad moodustavad liigendatud kuulmeluukeste ahela. Vasara pide on kokku kasvanud kuulmekilega. Jalus toetub sisekõrva ovaalsele aknale (fenestra ovalis). Alasi kaudu liigendub vasar jalusega. Keskkõrvas kantakse helienergia (võnkumine) kuulmekilelt üle vasara, alasi ja jaluse sisekõrva. Trummiõõnt

ühendab neeluga kuulmetõri (tuba auditiva). Iga neelamisakti ajal avaneb kuulmetõri, millega tagatakse keskkõrva õhutamine ning trummiõõne rõhu tasakaalustamine atmosfäärirõhuga. Limaskestas turse katarride puhul takistab kuulmetõri avanemist, mis võib põhjustada rõhu diferentsi välisõhu ja trummiõõne vahel. Atmosfäärirõhu kõikumine, näiteks lennukis, või õhuresorptsioon trummiõõnes põhjustab samuti rõhuerinevuse, mida tajutakse kui rõhku kõrvadele".

Sisekõrv paikneb oimuloo püramiidjätkes. Sisekõrv koosneb kuulmis- ja tasakaaluelundist. Oma kuju tõttu nimetatakse kuulmiselundit teoks (cochlea). Tigu koosneb kolmest üksteise kohal paiknevast kanalist, mis moodustavad spiraali. Alumine kanal on scala tympani, keskmine scala media ja ülemine - scala vestibuli. Scala media ja scala tympani on teotipus helicotrema kaudu omavahel ühenduses. Nad on täidetud perilümfiga, mis koostiselt sarnaneb ekstratsellulaarvedelikuga ning sisaldab Na-ioone ca 140 mval/l. Nähtavasti on perilümf vereplasma ultrafiltraat. Scala media on täidetud endolümfiga, mis sarnaneb koostiselt intratsellulaarvedelikuga ja sisaldab K-ioone ca 145 mval/l. Teo peri- ja endolümfaatilised ruumid on ühenduses vastavalt vestibulaar- ehk tasakaaluelundi peri- ja endolümfaatiliste ruumidega. Jalus oma alusega toetub esiku (vestibulum) ovaalse akna kaudu perilümfi vastu. Ringside ümber jaluse ühendab ovaalset akent sedavõrd, et perilümf ei välju trummiõõnde. Scala tympani alusel trummiõõnes leidub samuti ava, mida nimetatakse ümaraknaks (fenestra rotunda). Viimane on kaetud õhukese membraaniga, mis takistab perilümfi väljumist trummiõõnde.

Joonisel 52 on kujutatud läbilõige teokäigust. Skeemilt nähtub, et scala vestibuli on eraldatud scala media'st Reissneri membraaniga. Scala tympani ja scala media vahel on basaalmembraan, kus asub Corti elund. Viimases paiknevad, ümbritsetuna tugiretkudest, retseptorirakud. Need on ripsrakud, mis on varustatud stereoripsmetega. Kinoripsmed on Corti elundis taandarenenud. Eristatakse sisemisi ja välimisi ripsrakke. Välimised ripsrakud asuvad kolmes ja sisemised ühes reas. Inimesel on umbes 3500 sisemist ja 12000 välimist ripsrakku. Corti elundi ripsrakud on sekundaarsed meelerakud. Aferentsed närvikiud, mis innerveerivad ripsrakke, pärinevad teo keskosas asetseva ganglion spirale bipolaarsetest rakkudest. Nende rakkude tsentraalne jätke kulgeb kesknärvisüsteemi. 95 % ganglion spirale närvikiududest

suunduvad sisemiste ripsrakkude juurde, kusjuures igal rakul on palju närvikiude. Ainult 5 % kiududest suundub välimistele ripsrakkudele. Nende rakkude juurde tulevad kiud hargnevad tugevasti selleks, et kõik välimised ripsrakud oleksid närvikiududega ühenduses. Seega üks aferentne kiud on ühenduses paljude välimiste ripsrakkudega, mis paiknevad üksteise naabruses.

Kokku on n.acusticus'es umbes 30000-40000 aferentset kiudu, nende kõrval on ka eferentseid närvikiude, mille kaudu reguleeritakse Corti elundi funktsionaalset seisundit kõrgemate keskuste poolt.

Corti elundi kohal paikneb kattemembraan (membrana tectoria), mis on sültja konsistentsiga ja kinnitub teo siseküljele. Välimiste ripsrakkude stereoripsmed on kontaktis kattemembraaniga. Uuemate andmete kohaselt kontakteeruvad ka sisemiste ripsrakkude stereoripsmed kattemembraaniga. Scala media välisküljel paikneb veresoonte rikkas piirkond - stria vascularis. See kujutab endast aktiivset ainevahetuspiirkonda, mis etendab olulist osa teo varustamisel energiaga ja endolümfi moodustamisel. Siin leiduvad ka mitmesugusedioonipumbad, mis tagavad sisekõrva vedelike konstantse ioonisalduse. Kuna mõned diureetikumid avaldavad kõrvale ebasoovitavat kõrvaltoimet, võib arvata, et osa pumpadest töötab analoogiliselt neeru tubulaarepiteeli transportisüsteemidega.

2.3. Kuulmisaistingute iseloomustus

Kuulmislävi. Kuuldava heli puhul peab helitugevus ületama teatud helirõhupeeli, mida nimetatakse kuulmisläveks. Kuulmislävi sõltub helisagedusest. Diapasoonis 2000-4000 Hz on inimese kõrv kõige tundlikum. Kõrgemate ja madalamate sageduste piirkonnas on tarvis kuulmisaistingu vallandamiseks tunduvalt kõrgemat helirõhupeeli. Kuna kõne toimub keskmise sageduse (2000-4000 Hz) piirkonnas, siis võib järeldada, et inimese kõrv on häälestatud kõige paremini kõne vastuvõtmiseks.

Helitugevus. Kui kuulmislävi on ületatud, siis - sõltumata sagedusest - muutub toon helirõhu kasvades tugevamaks (valjemaks). Heli tugevuse hindamiseks kasutatakse helitugevuspeeli, mis on saadud subjektiivsete uuringute alusel. Vaatlusaluselt ei pärita, kas toon on kuuldav, vaid seda, millal kaks suhtessiooni antud heliärritust (sama või erineva sagedusega) on kuuldavad ühesuguse tugevusega. Selleks lastakse vaatlusalusel kuu-

lata kahte üksteisele järgnevat tooni, milledest üks on testtoon ja teine võrdlustoon sagedusega 1000 Hz. Vaatlusaluse ülesanne on potentsiomeetri abil muuta võrdlustooni helirõhku senikaua, kuni nii test- kui ka võrdlustoon on kuuldavad ühesuguse tugevusega. Sel juhul asuvad mõlemad toonid samal helitugevusepeelil. Helitugevusepeeli väljendatakse foonides. Helitugevuse- ehk helivaljusepeeli mõõtarvuna kasutatakse sama tugevusega tajutavat 1000-Hz tooni. Kui vaatlusalune häälestab võrdlustooni 1000 Hz 70 dB-le (SPL) ja hindab mõlemaid toone sama valjusega, siis vastab testitava tooni valjus helitugevusepeelil 70 foonile. Vastavalt sellele määramisametoodikale on 1000 Hz dB-väärtused ja foonväärtused identsed. See nähtub ka jooniselt 53, kus on kujutatud lisaks kuulmisläveköverale sama helitugevusepeeli kõverad. Siin on tegemist rahvusvaheliselt normeeritud keskmiste väärtustega, mis on välja töötatud suure arvu tervete noorte vaatlusaluste uurimise andmete alusel. Kõik toonid, mis asuvad ühel ja samal kõveral (olenemata sagedusest), on kuuldavad ühesuguse valjusega. Seetõttu nimetatakse neid kõveraid isofoonideks analoogiliselt isobaaridega jne. Ka kuulmisläveköver on üks isofoonidest. Kõik toonid, mis asuvad sellel, on ühesuguse valjusega ja läveliselt aistitavad. Tervete inimeste kuulmislävi asub 4 fooni piires.

Heli intensiivsuse eristamislävi. Katsed on näidanud, et intensiivsuse eristamislävi on väga väike. Sama sagedusega kaks tooni on tugevuselt juba siis eristatavad, kui nende vaheline helirõhupeeli diferents on ainult 1 dB.

Helitrauma. Kui helirõhupeel tõuseb väga tugevasti, siis tajub vaatlusalune lõpuks valu. See esineb juhul, kui helitugevusepeel ulatub 130 fooni piiresse. Niisugused helikoormused ei põhjusta mitte ainult valuaistinguid, vaid ka revelsiibelse kuulmiskao, mis sõltuvalt kestusest võib põhjustada kõrva pöördumatu kahjustuse ehk helitrauma. Sel juhul ilmuvad häired teo retseptorirakkudes ja mikrotsirkulatsioonis. Helitraumad tekkivad siis, kui tugev heli mõjub pikema aja vältel. Juba 70-dB kestav helikoormus võib esile kutsuda kuulmishäireid. Seda peab arvestama eriti tänapäeva diskomusika, kus see helirõhupeel sageli ületatakse.

Kuulmispind ja peamine kõnepiirkond. Tooni kuuldavus sõltub peale helirõhu veel helisagedusest. Noor täiskasvanud inimene kuuleb helisid sagedusribas 20 - 16000 Hz (16 kHz). Heli sagedus-

dusega üle 16000 Hz nimetatakse ultraheliks ja alla 20 Hz - infraheliks. Inimese kuuldepiirkond hõlmab seega ühelt poolt sagedusriba 20 Hz kuni 16 kHz ja teiselt poolt helitugevusepeeli laiusga 4 foonist kuni 130 foonini. Joonisel 53 toodud diagrammil nimetatakse seda ala nn. kuulumispinnaks, mille keskosas asuvad kõnele iseloomulikud sageduse ja helivaljuse alad. Seda ala nimetatakse seepärast ka peamiseks kõnepiirkonnaks. Et tagada kõne eeskujulikkus kuuldavust ja kõnest arusaamist, tuleb ülekandesüsteemides (näiteks telefonsides) kasutada vähemalt sagedusriba 300 Hz kuni 3,5-4 kHz. Ea tõustes langeb tundlikkus kõrgemate sageduste suhtes, mida nimetatakse presbüakuusiaks. Sageduse eristamislävi. Nagu igapäevastest kogemustest teada, võime üht tooni eristada teisest peale helitugevuse (-valjuse) ka helikõrguse alusel, mis omakorda sõltub helisagedusest. Kõrged toonid on kõrge ja madalad toonid madala sagedusega. Toonikõrgust eristatakse väga hästi. Näiteks 1000 Hz juures on sageduse eristamislävi 0,3 %, s.o. 3 Hz.

2.4. Keskkõrva ülesanded

Nagu eespool märgitud, võtab kuulemekile heli vastu ja annab kuulmeluukeste kaudu võnkumisenergia edasi scala vestibuli periliimfile. Seda heliülekande moodust nimetatakse õhu kaudu juhtivuseks. Sel puhul tuleb heli õhust üle kanda sisekõrva vedelikule. Heli taolisel ülekandel suurem osa energiast reflekteerub, kuna mõlemal keskkonnal on helilaine suhtes erinev takistus. Keskkõrvas kuulemekile ja kuulemeluukeste kaudu edasikandumisel helilainete amplituud väheneb, mis muudab helilained tugevaks. Viimane asjaolu tagabki heli õhust vedelikule moonutamata edasiantumise, mis põhineb kahel mehhanismil. Esiteks. Kuulemekile pind on tunduvalt suurem kui periliimfiga kontaktis olev jaluse alus. Kuna rõhk võrdub jõu ja pinna jagatisega ($P = \frac{F}{S}$: pind), siis on rõhk ovaalse akna piirkonnas märgatavalt kõrgem kui kuulemekilel. Teiseks. Täiendav rõhu tõus tagatakse kuulemeluukestevaheliste kangide erineva pikkusega. Kirjeldatud süsteem töötab seega transformaatori printsiibil. Mõlemad mehhanismid parandavad kuulumisvõimet 15-20 dB võrra. Kuulemekile-kuulemeluukeste aparaadi heliülekandeomadused sõltuvad helisagedusest. Keskmiste sageduste piirkonnas on heliülekanne parim, mistõttu ka helilävi on madalaim. Heliastings võib tekkida ka siis, kui võnkuv keha (helihaak) ase-

tada vahetult koljule, millega primaarselt mõjustatakse kolju-
luud. Seda heliülekande moodust nimetatakse luu kaudu juhtivu-
seks. Igapäevases elus ei etenda heli luujuhtivus nimetamis-
väärset osa. Küll on aga luujuhtivus tähtis diagnostilise abi-
vahendina.

Vasarale ja jalusele kinnituvad keskkõrvalihased m.tensor tym-
pani ja m.stapedius, mis reguleerivad keskkõrva tundlikkust he-
li suhtes. Eriti oluline on regulatsioon väga tugeva heli pu-
hul vältimaks kuulmiselundi ülemäärast koormamist.

2.5. Heli levimine sisekõrvas

Mehhaanilised protsessid. Jalus kannab helienergia üle scala
vestibuli perilümfie siis, kui ta on pandud võnkuma. Kuna si-
sekõrva vedelik pole kokkusurutav, siis peab olema koht, kus on
võimalik rõhku võrdsustada. Selleks kohaks on ümaraken, mille
membraan võib liikuda mõlemas suunas. Jaluse liikumine paneb
scala media võnkuma scala vestibuli või scala tympani suunas.
Scala media't koos tema membraanidega (Reissneri ja basaalmemb-
raan) ja temas sisalduva endolümfiga võib ette kujutada nn. voo-
likuna (joon. 54). Jaluse poolt võnkuma pandud endolümfis le-
vivad lained jaluse piirkonnast helicotrema suunas, mis sarna-
neb laine levimisele horisontaalselt pingutatud köies. Kuna ba-
saalmembraani jäikus väheneb tigutipu suunas, siis väheneb ka
laine levimise kiirus ja lüheneb laine pikkus. Samal ajal on
laine amplituud tigutipu osas märgatavalt suurem kui jaluse piir-
konnas. Sisekõrva täitva vedeliku summutusomaduste tõttu need
lained vaibuvad peatselt: nende amplituud väheneb kiiresti ning
nad kustuvad veel enne helicotrema'ni jõudmist. Lainete tekki-
mise ja summutamise koha vahel esineb nende amplituudi maksi-
mum. See maksimum kujuneb iga sageduse jaoks teatud kindlas ko-
has. Mida kõrgem on heli, seda lähemal on amplituudi maksimum
jalusele, ja mida madalam on heli, seda lähemal on endolümfis
laine amplituudi maksimum helicotrema'le (joon. 56). Seega iga-
le sagedusele iseloomulik endolümfis võnkumismaksimum on loka-
liseeritud basaalmembraani kindlasse kohta, seda nähtust nime-
tatakse sagedusdispersiooniks. Esmajoones erutuvad võnkumismak-
simumi piirkonnas paiknevad retseptorirakud. Beltoodust nähtub,
et nii tagatakse erinevate retseptorirakkude erutus erinevate
sageduste poolt (nn. kohtteooria).

Ripsrakkude ülekande- (transduktsiooni-) protsessid. Piirkon-

nas, kus saavutatakse endolümfi lainete amplituudi maksimum, toimub relatiivne liikumine basaal- ja kattemembraani vahel. Kuna välimiste ripsrakkude stereoripsmed on tihedas kokkupuutes kattemembraaniga, siis membraanidevahelise relatiivse liikumisetõttu nad painduvad (joon. 55). Viimane kujutabki endast adekvaatset ärritust. Stereoripsmete paindumine vallandab transduktsiooniprotsessi, mille tulemusena ripsrakkude äärmiselt väikesed mehaanilised deformatsioonid muudetakse neuraalseks erutuseks. Selle protsessi üheks oluliseks eelduseks on nn. kohleaarne elektro-püsipotentsiaal. Mikroelektroodide abil tehtud mõõtmised on näidanud, et scala media on võrreldes keha muude ekstratsellulaarruumidega tugevasti positiivselt laetud (ca +80 mV). Stria vascularis ja Corti elund on negatiivse laenguga (joon. 57). Scala media positiivne potentsiaal tagatakse energiaallikalt stria vascularis'e poolt. Arvatakse, et stereoripsmete paindumine põhjustab ripsrakkude membraani takistuse muutuse sünkroonselt ärritusega. Endolümfaatilise ruumi ja retseptorirakkude sisemuse vahel kujuneb potentsiaali suur diferents (vähemalt 150 mV). Membraani takistuse ärritussünkroonsed muutused põhjustavad ionide voolu, mis muudavad ripsrakkude membraanipotentsiaali ja genereerivad retseptoripotentsiaali. Ripsrakkude retseptoripotentsiaali on raske registreerida. Lihtsam on registreerida makroelektroodide abil kas scala tympani või ovaalse akna potentsiaali, mida nimetatakse mikrofonpotentsiaaliks. Viimane on sarnane mikrofoniga väljundpingega ja peegeldab üsna täpselt helirõhu dünaamikat. Mikrofonpotentsiaal kujutab endast kõigi ekstratsellulaarselt registreeritud retseptoripotentsiaalide summat (joon. 58). Mikrofonpotentsiaalile on iseloomulik järgnev: 1) järgneb ärritusele praktiliselt ilma latentsperioodita; 2) puudub refraktaarperiood; 3) lävi pole mõõdetav; 4) on püsiv. Seega erineb mikrofonpotentsiaal märgatavalt aktsioonipotentsiaalist. Stereoripsmete paindumise tõttu esilekutsutud ionivool põhjustab ripsraku basaalses osas mediaatori (transmitteri) eritumise, mille keemiline iseloom on veel selgitamata. Vabanenud mediaator erutab aferentseid närvikiude. Kõrva mõjustamine lühikese rõhuimpulsiga (näiteks klõpsuga) põhjustab sünkroonse erutuse n.acusticus'e kiududes. Seetõttu on võimalik ümaraknalt registreerida lisaks mikrofonpotentsiaalile veel üks summaarne aktsioonipotentsiaal. Kestva heliärrituse puhul kaob aktsioonipotentsiaalide sünkroonsus, mistõttu summaarset aktsioonipotent-

siaali sedastada pole võimalik.

Heli kodeerimine kuulmisnärvikiududes. N.acusticus'e iga kiud pärineb teo võrdlemisi kitsalt alalt, s.o. ühelt sisemiselt ripserakult. Kuna teo vastavad piirkonnad on määratud kindla sageduse vastuvõtmiseks, siis ka igat närvikiudu erutatakse optimaalselt ainult kindla helisageduse poolt. Seda sagedust nimetatakse närvikiu iseloomulikuks e. karakterseks sageduseks. N.acusticus'e üksikkiud erutub niisiis kõige kergemini siis, kui kõrva mõjustatakse sellele kiule iseloomuliku sagedusega. Joonisel 59 on näidatud n.acusticus'e kahe erineva kiu lävikõverad sõltuvalt ärritussagedusest. Neid kõveraid nimetatakse ka häälestuskõverateks. Häälestuskõver koosneb teravalt piiritletud kitsast madala lävega osast ja vähem teravalt väljendunud laiemast kõrge lävega alast. Kitsalt häälestatud kõrge tundlikkusega ala talitlust ei saa selgitada ainuüksi basaalmembraani liikumisega vastavalt võnkumise maksimumile. Näib, et teos toimub esimese selektsiooni kõrval (sageduse mehhaaniline kujunemine basaalmembraanil) veel teine selektsioon, mis vastutab kitsalt piiritletud osa formeerimise eest. See protsess on arvatavasti sõltuv ainevahetusest ja seega ka kergesti mõjustatav. Lähemad andmed teise selektsiooni kohta puuduvad.

Kui heliärritus koosneb paljudest sagedustest, siis erutuvad kõik vastavad närvikiudude rühmad. Heliärrituse kestus kodeeritakse aktivatsiooni kestusega ning heli intensiivsus aktivatsiooni astmega. Helirõhu kasvamisel suureneb erutusimpulsside sagedus. Iga kiudu võib aktiveerida teatud nivoo, mida nimetatakse küllastuspiirkonnaks. Kokku võttes võib märkida, et primaarsete aferentsete närvikiudude tasandil on võimalik heliärritust liigendada tema sageduskomponentideks.

2.6. Tsentraalne auditiivne süsteem

Kuulmisteed. Joonisel 61 on esitatud kuulmisteede skeem. Ülevaatlukustamise huvides on kujutatud ainult vasaku kõrva geotud teed. Primaarsed aferentsed kiud suunduvad eelkõige nucleus cochlearis'esse, kus võib eristada ventraalset ja dorsaalset tuuma. Ventraalsest tuumast lähtuv tee suundub nii samapoolsesse kui ka vastaspoolsesse oliivi. Seega pärinevad oliivi neuronite sisendid mõlemast kõrvast. Sellel neuraalsel tasandil tekib esmakordselt võimalus mõlemale kõrvale eraldi toimivate akustiliste signaalide võrdlemiseks. Eriti on võrdlemi-

sega seotud nucleus accessorius. Keerukama ehitusega nucleus cochlearis dorsalis'est saab alguse dorsaalne kuulmistee, mille kiud ristuvad, suundudes vastaspoole nucleus lateralis lemnisci'sse, kus toimub uus ümberlülitus. Oliivi teed projitseeruvad osalt samale, osalt vastaspoolele. Peale uut ümberlülitust (nucleus lateralis lemnisci's) suunduvad kuulmisteed läbi colliculus inferior'i ja corpus geniculatum mediale lõpuks temporaaalsagara piirkonnas asuvasse kuulmisanalüsaatori primaarsesse kortikaalsesse esindusse. Viimasest lähtuvad omakorda teed sekundaarsesse esindusse ja suuraju koore teistesse piirkondadesse. Kuni primaarse kuulmise korteksini koosnevad kuulmisteed 5-6 neuronist.

Kuulmisanalüsaatori tsentraalsete neuronite erutumise tingimused. Kuulmisnärvi primaarsed aferentsed neuronid erutuvad puhaste toonide, s.o. väga lihtsate akustiliste ärrituste toimel. Kuulmisnärville sarnaselt käituvad ka nucleus cochlearis ventralis'e neuronid. Ka siin põhjustavad ülelängitud puhtad toonid alati neuronite aktivatsiooni, kusjuures häälestuskõverad on võrdlemisi teravad ja peiteaeg väga lühike. Nucleus cochlearis dorsalis'e neuronite talitus erineb oluliselt eelnimetatud tumma talitlusest. Kuigi ka siin erutub osa neuroneid puhaste toonidega, leidub siin neuroneid, millest ühed võivad heli toimel pidurduda, teised kindla helisageduse puhul aktiveeruda, kolmandad aga erutada toonide sageduse muutus, nn. sagedusmodulatsiooni peale. Nende neuronite talitluse struktuurseks aluseks on kollateraalsed ühendused, mis osalt mõjuvad erutavalt, osalt aga pidurdavalt. Mida kaugemale minna kuulmisteede kaudu teost, seda keerukamat helimustrit on tarvis neuronite aktiveerimiseks. Sageli need neuronid ei reageeri üldse puhtale toonile. Colliculus inferior'is on neuroneid, mis erutuvad ainult sagedusmodulatsiooni toimel, kusjuures tihti on olüüsed ka modulatsiooni suund ja aste. Osa colliculus inferior'i neuronitest reageerib ainult siis, kui selle amplituud muutub, s.o. amplituudmodulatsiooni korral. Ka amplituudmodulatsioon peab olema kindlate omadustega, et vallandada vastavates neuronites erutust. Üldiselt võib märkida, et ühes heliärrituses peituv informatsioon kodeeritakse paljukordselt ümber, kuna neuraalne erutus kulgeb läbi erinevate kõrgemate keskuste. Igapäevases elus me puhaste toonidega kokku ei puutu. Helimõjustused koosnevad paljudest sageduskomponentidest, mis võivad püsivalt ja üksteisest

sõltumatult muutuda. Näiteks võib varieeruda nende amplituud, samuti sagedus ja kestus; algus ja lõpp võivad olla järsud või sujuvad; heliärritused võivad esineda korduvalt või üksikult; heliallikas võib ka liikuda, lähemal või kaugemal olla jne. Nn. koolitatud kuulmisega isik võib anda helile täieliku hinnangu. Selle aluseks olevad neuraalsed protsessid toimuvad auditii- ses korteksis. Nii leidub primaarses kuulmiskorteksis neuro- neid, milledest ühed erutuvad heliärrituse algul, teised aga selle lakkamisel. Osa neuroneid erutub aga alles siis, kui he- li on mõnda aega kestnud, teised jälle siis, kui heli on kor- duvalt toiminud. Mõned neuronid võivad aga siis aktiveeruda, kui heliärritus on kindla sageduse või amplituudiga. Paljud neuro- nid reageerivad laiale sagedusribale, s.o. erutuvad müra puhul. Enamik kortikaalseid neuroneid aktiveeritakse vastaspoolsest kõrvast, mõned ka samalt poolt, osa aga ainult siis, kui mõle- mat kõrva on mõjustatud. Teatud osa primaarse korteksi neuro- nitest pole üldse aktiveeritavad, s.o. nad reageerivad arvata- vasti väga keerukale helimuustrile, mida eksperimentaalselt po- le õnnestunud reprodutseerida. Kokku võttes reageerivad pri- maarse auditii-ve korteksi rakud väga sarnaselt visuaalse kor- teksi neuronitega, millel on kompleksed ja hüperekspresssed ret- septiivsed väljad. Nende funktsionaalne tähendus seisneb sel- les, et nad valmistavad ette auditii-ve ärritusmustrit äratund- mist. See on väga oluline keele mõistmise ja arusaamise seis- kohalt. Temporaalsagara kahjustused põhjustavad kõne mõistmise häire, samuti häirub heliallika asukoha määramine ruumis ning heliärrituste ajaliste vahekordade hindamine.

Auditiivne ruumiorientatsioon. Tsentraalse kuulmisüsteemi üheks tähtsaks funktsiooniks on heliallika ruumiorientatsioon ehk he- lialllika asukoha määramine ruumis. Igapäevastest kogemustest on teada, et heliallika suunda võib üsna täpselt määrata. Selleks on vajalik kahe kõrvaga (binauraalne) kuulmine. Ruumilise kuul- mise füüsikaline alus seisneb selles, et heliallikast leviv he- li satub ühte kõrva varem kui teise, s.o. üks kõrv on heliali- kale lähemal kui teine. Heli, mis levib kindla kiirusega, satub kaugemal asuvasse kõrva hiljem, kusjuures väheneb ka heli tu- gevus. Joonisel 60 toodud skeem näitab, kuidas saab heli kum- bagi kõrva jõudmise ajalist erinevust välja arvutada. Tee eri- nevus $\Delta s = d \cdot \sin \alpha$, kus d on kõrvadevaheline distantis ning nurk α näitab, missuguse nurga all paikneb heliallikas. Hili-

nemise diferents kaugemal asuvasse kõrva $\Delta t = \Delta s/c$, kus c on heli levimisekiirus (õhus ca 340 m/sek.). Heli hiline mine teise kõrva kuni $3 \cdot 10^{-5}$ sek. näitab, et heliallika kalle keskoone suhtes on ca 3° . Optimaalsetes tingimustes võib see väärtus veel poole võrra väheneda. Kahe kõrvaga kuulmise efekti (stereoefekti) saab edukalt kasutada muusika edastamisel ringhäälingus.

Oliivi nucleus accessorius'es, kus mõlema poole kuulmisteed esmakordselt üksteisega kohtuvad, on neuroneid, mis maksimaalselt erutuvad siis, kui heli on ühes kõrvas valjem ja juab sinna varem kui teise kõrva. Ka colliculus inferior'is on neuroneid, mis ainult siis maksimaalselt erutuvad, kui akustiline signaal saabub mõlemasse kõrva ajalt ja tugevuselt erinevana. Kui need neuronid aktiveeruvad, siis viitab see heliallika liikumisele sagitaaltasandi suhtes nurga all. Auditiivses korteksis on samuti neuroneid, mis aktiveeruvad ainult siis, kui heliallikas asub teatud kindlas suunas.

Kuulmiselundi adaptatsioon. Kuulmiselundile, samuti nagu paljudele teistele meeleelunditele on omane adaptatsioon, mis on seotud kuulmiselundi nii perifeersetega kui ka tsentraalsetega lülitidega. Adaptatsiooni väljenduseks on kuulmisläve tõus. Adaptatsioon kujutab endast vajalikku reaktsiooni, mis võimaldab paremini kontsentreeruda teatud tegevuseks ümbritseva keskkonna helide taustal. Adaptatsiooni puhul isofoonid nihutuvad kõrgemale, s.o. kõrgema helirõhu- ja helitugevusepeeli suunas.

2.7. Kuulmisvõime uurimine

Kuulmisvõime uurimiseks kasutatakse audiomeetrit, mis võimaldab kindlaks teha kuulmiselundi kahjustusi ja nende lokaliseerimist. Tähtsaim kliiniline meetod on läviaudiomeetria. Heliarritused antakse kõrvaklappide kaudu. Alustatakse alalävistest ärritustest, edasi suurendatakse järk-järgult helirõhku kuni esimese märgatava heliaistingu tekkimiseni. Saadud tulemuste alusel joonistatakse diagramm, mida nimetatakse audiogrammiks. Joonisel 62 on normaalne kuulmislävi tähistatud 0-joonena (0 dB).

Kõrgemad väärtused kantakse nulljoonest allapoole. Nad näitavad kui palju erineb tegelik kuulmislävi normaalsest kuulmislävest. Antud proovi puhul uuritakse heli õhkjuhtivust (kõrvaklappide abil). Samal viisil võib uurida ka heli luujuhtivust. Kõrvaklappide asemel kasutatakse säärasel korral võnkuvat keha,

mis asetatakse näiteks oimuloo nibujätke piirkonda vastaval poolle. Õhk- ja luujuhtivuse alusel saadud helilävede kõverate võrdlemisel on võimalik eristada keskkõrva ja sisekõrva kuulmishäireid. Keskkõrva kahjustusel ei toimu kuulemiskile ja kuulmeluukeste kaudu helienergia ülekannet sisekõrvale. Põhjuseks võib olla põletik, mis on märgatavalt vähendanud keskkõrvas paikneva kuulmissüsteemi võnkumisvõimet. Sisekõrv seejuures aga kahjustatud pole. Niisuguse kahjustuse puhul on häiritud heli õhkujuhtivus, kuna heli luujuhtivus on normaalne. Luujuhtivuse kaudu antakse helivõnkumised edasi otse sisekõrva ripsrakudele. Häirete puhul sisekõrvas võivad olla kahjustatud retseptorirakud (ripsrakud) või aferentsed närvikiud, keskkõrv on seejuures intaktne. Sellisel juhul on halvenenud nii heli õhk- kui ka luujuhtivus, sest kuulmishäire on tingitud retseptoorsete protsesside kahjustusest.

Helihargi abil (võnkesagedus tavaliselt 256 Hz) on võimalik eristada sisekõrva kahjustuse puhuseid helijuhtehäireid. Weberi katsetes asetatakse võnkuva helihargi pide lagipea keskele. Sisekõrva kahjustuse puhul lokaliseerib patsient heli tervesse kõrva (heli lateralisatsioon tervele poolle), keskkõrva kahjustuse puhul aga haigele poolle. Sisekõrva kahjustuse korral esineva fenomeni seletus on lihtne. Haigestunud kõrva kahjustatud retseptorid põhjustavad nõrga erutuse kuulemishäire ning tulemuseks on, et heli ilmub tervesse kõrva (heliallikaks lokaliseerimine on samasugune nagu kahe kõrvaga kuulemisel). Keskkõrva kahjustuse korral on tegemist kolme protsessiga, mis kõik soodustavad heli lateralisatsiooni haigele poolle. Esiteks põhjustab keskkõrva haigetumine kuulmeluukeste võnkumisvõime languse, mis tingib nn. helitranspordi reduktsiooni nii väljast sisepoolle kui ka seest väljapoole. Seetõttu läheb luujuhtivusest erutatud sisekõrvast väljapoole kaduma vähem helienergiat kui tervel poolle. Teiseks on keskkõrva haigestumise korral sageli tegemist põletikuga, mistõttu kuulmeluukesed muutuvad raskemaks. See asjaolu parandab sisekõrva ärritamistingimusi luujuhtivuse kaudu. Kolmandaks on haige kõrv madala mürapeegli suhtes adapteerunud, kuna helijuhtehäire tõttu saabub sisekõrva vähem keskkonna müra. Seetõttu on retseptorid haigel poolle kõrgema tundlikkusega kui tervel poolle. Seega keskkõrvakahjustusega patsientidel toimivad kõik need kolm tegurit koos ning haigestunud kõrv aistib tooni valjemalt. Rinne testi puhul võrreldakse

sama kõrva õhk- ja luujuhtivust. Võnkuv helihark asetatakse oimuloo nibujätkele (luujuhtivus). Kui tooni pole enam kuulda, asetatakse helihark kõrva ette (õhkjuhtivus). Terve ja helitajuhäiretega patsient kuulevad säärasel juhul tooni taas (positiivne Rinne test), õhkjuhtivuse häirete puhul ei ole midagi kuulda (negatiivne Rinne test). Schwabachi katse puhul võrreldakse patsiendi ja normaalselt kuulva isiku heliluujuhtivust. Luujuhtivus on ülenormne maskeerimise efekti puudumise tõttu häiritud õhkjuhtivuse puhul. Sisekõrva kahjustuse korral on luujuhtivus alanormne.

3. Tasakaaluanalüsaator

3.1. Vestibulaarsüsteemi perifeerne osa

Anatoomilised andmed. Tasakaalu- ehk vestibulaarelund kuulub sisekõrva koostisse ja paikneb oimuloo püramiidjätkes. Ta moodustab ühe osa kilelabürindist, mis on täidetud endolümfiga ja ümbritsetud perilümfiga (joon. 63).

Vestibulaarelund koosneb kahest osast: 1) makulaarelundist ehk otoliitaparaadist, kuhu kuuluvad macula utriculi ja macula sacculi; 2) poolringkanalitest (canaliculi semicirculares). Macula'te (tähnide) piirkonnas ja poolringkanalite ampullaarses osas asub ripsepiteel, kus paiknevad retseptorirakud. Retseptoripiteel on kaetud sültja massiga, mis sisaldab rikkalikult mukopolüsahhariide. Makulaarelundis katab see padjandina retseptorirakke ja sisaldab väikesi kaltsiumkarbonaadi kristalle. Viimaste sisalduse tõttu nimetatakse seda moodustist macula'tes otoliitmembraaniks. Poolringkanalites moodustab sültjas mass kuplid (cupula), mis kristalle ei sisalda.

Retseptorid ja nende ärritus. Morfoloogiliselt on võimalik eristada kahte tüüpi retseptorirakke. Mõlemal rakutüübil on vabal küljel submikroskoopilised ripsmed (tsiilid), mistõttu neid nimetatakse ripsrakudeks. Elektronmikroskoopiliste uurimiste põhjal on leitud, et ühel ripsrakul on 60-80 stereoripset ja 1 kinoripset (joon. 64). Retseptorid on sekundaarsed meelerakud, s.o. nendel puuduvad jätked. Neid innerveeritakse aferentsete närvikiudude poolt, millede raku kehad paiknevad ganglion vestibuli's (Scarpae). Aferentsete närvikiudude korval leidub selles ganglionis ka eferentseid kiude, mis lõpevad retseptorirakudes. Viimaste kaudu reguleeritakse arvatavasti retseptorirak-

kude funktsionaalset seisundit.

N. vestibularis'e üksikul aferentsel kiul on suhteliselt kõrge rahuaktiivsus, kusjuures impulsatsioonid ilmuvad reeglipäraselt teatud ajavahemike tagant. Need impulsatsioonid ilmuvad ka siis, kui puudub väline ärritus. Kui nihutada retseptorepiteeli kohal kallerit, siis olemasolev aktiivsus vastavalt nihutamise suunale kas tõuseb või langeb (redutseerub). See toimub järgmiselt: ripsmed kõrguvad kallerisse, mis ärrituse puhul nihutub meeleepiteeli kohal; tulemuseks on ripsmete paindumine, mis ongi nende retseptorite adekvaatselt ärritajaks (joon. 65). Kui stereoripsmete kimp paindub kinoripsme suunas, siis aktiveeritakse antud retseptorirakuga ühenduses olevat aferentset kiudu, s.o. impulsside sagedus tõuseb. Paindub aga ripsmete kimp vastassuunas, siis impulsatsioon aferentses kius langeb (joon. 66). Informatsiooni ülekanne retseptorirakult aferentsele närvikiule toimub nähtavasti retseptoripotentiaali poolt seni veel tundmata mediaatori kaudu.

Vestibulaarelundi adekvaatsed ärritused. Makulaarelundi retseptorirakkude ripsmed ulatuvad otoliitmembraani sisse. Kaltsiumkarbonaadi kristallide sisalduse tõttu on otoliitmembraani tihedus kõrgem (ca 2,2 korda) kui endolümfil, mis täidab utrículus'e ja sacculus'e ülejäänud ruumi. Kui makulaarehndile toimib lineaarkirendus, siis erineva tiheduse tõttu toimib endolümfile ja otoliitmembraanile erinev jõud (jõud = mass x kiirendus, seega otoliitmembraani mahuühiku mass on märgatavalt suurem endolümfi omast). Seepärast nihutub otoliitmembraan meeleepiteeli suhtes edasi, nii nagu autos olevad fikseerimata esemed järsul peatusel edasi liiguvad. Selle tulemusena ripsmed painduvad, s.o. retseptoreid ärritatakse adekvaatselt. Gravitatsioonikiirenduse pideva toime tõttu on makulaarelundid raskustungi pideva mõju all. Macula utriculi asub püstise kehaasendi ja normaalse peahoiaku puhul horisontaalselt. Otoliit-aparaat allasuvate retseptorirakkude ripsmetele painutavat mõju ei avalda. Kui aga pea kaldub normaalasendist kõrvale, läheb macula utriculi horisontaalasendist üle kaldasendisse ning tihedam ja raskem otoliitmembraan nihutub pisut kalde suunas edasi; ripsmed painduvad ning põhjustavad sellega retseptorirakkude ärrituse. Pea kaldumise (painutuse) suuna järgi toimub aferentsetes närvikiududes kas impulsatsiooni suurenemine või vähenemine. Põhimõttelt samuti talitleb macula sacculi, mis paik-

neb normaalse kehahoiaku puhul vertikaalasendis. Otoliihtembraan reageerib igale peaasendi muutumisele ruumis, informeerides nii muutustest pidevalt närvikeskusi. See on makulaarelundi tähtsamaid ülesandeid. Peale gravitatsioonikiirenduse reageerib otoliitembraan ka igale joonkiirendusele.

Poolringkanalite adekvaatsed ärritused. Poolringkanalid kujutavad endast ringikujulisi suletud kanaleid, mis on täidetud endolümfiga. Ampullaarpiirkonnas on retseptorepiteel. Selles kohas ulatub cupula endolümfi. Retseptorirakkude ripsmed ulatuvad cupula sisse. Cupula ja endolümf on ühesuguse tihedusega. Joonkiirendusel ei muuda poolringkanalid, cupula ja ripsmed üksteise suhtes asendit. Teisiti on olukord nurkkiirenduse (pöörlemiskiirenduse) korral. Kui toimub pea viimine rahuolekust pöördliikumisse, siis jääb endolümf poolringkanalites oma inertsuse tõttu paigale, kuna kanaliseinad pöörlevad kaasa. Seetõttu cupula, mis ainult ühes kohas on kanali seinaga liitunud, nihkub liikumisele vastassuunas (joon. 67). Tulemuseks on retseptorirakkude ripsmete paindumine, mis viib aferentsete närvikiudude aktiivsuse muutumisele. Horisontaalses poolringkanalis on retseptorid nii orienteeritud, et kinoripse on suunatud utriculus'e poole. Aferentsetes kiududes toimub aktiivsuse suurenemine siis, kui cupula kaldub utriculus'e suunas (utrikulopeetaalne kalle). See esineb vasakus horisontaalses poolringkanalis siis, kui toimub pea pööramine vasakule. Vertikaalses poolringkanalis põhjustab aferentsete närvikiudude aktivatsiooni cupula kaldumine utriculust eemale (utrikulofugaalne kalle). Aferentsete närvikiudude kaudu närvikeskustesse edastatud informatsioon allutatakse seal edasisele töötlusele. Kuna pea liikumine ruumis toimub kolme telje kaudu, siis on ka poolringkanaleid kolm. Nad paiknevad üksteisega peaaegu risti olevatel tasanditel (joon. 68). Kliiniliste uuringute puhul on vaja teada, et horisontaalne poolringkanal pole pea normaalse asendi puhul täiesti horisontaaltasandis, vaid selle eesmine serv asub horisontaaltasandist 30° võrra kõrgemal.

Cupula talitluse iseärasused. Joonisel 69 on kujutatud cupula kallutus lühiaegse nurkkiirenduse puhul, nagu see ilmneb tavalisel pea pööramisel. See näitab, et cupula kalle ei vasta nurkkiirendusele, vaid ka momentaalsele nurkkiirusele. Seepärast vastavad ka neuraalse impulsatsiooni muutused nurkkiiruse muutustele, olgugi et cupula kallutus toimub kiirendusjõu mõjul.

Selle lühikese liikumise lõppemisel taastub cupula asend ja aferentsetes kiududes ilmneb taas puhkeolekuaktiivsus. Joonis 70 demonstreerib kestva pöörleva liikumise puhul (näiteks pöördo-toolil) pöörlemisel esinevaid protsesse. Algiirendus viib ühe konstantse nurkkiiruseni, mida püütakse pikemat aega säilitada. Cupula kaldub algul välja, kuid taastab seejärel järk-järgult oma lähteasendi, sest alguses seisma jäänud endolümf haaratakse poolringkanali seina ja endolümfi vahelise hõõrdumise tõttu pöörlemisliikumisse kaasa. Seetõttu kaob lõpuks erinevus pea ja endolümfi liikumise vahel. Elastsuse tõttu võtab ka cupula nn. puhkeasendi. Seega puudub jõud, mis põhjustaks cupula edasise väljakallutuse rahuolekust. Ühtlase pöörlemisliikumise järsk peatus kutsub esile uuesti cupula kallutuse, nüüd aga vastupidises suunas. Kuid see pole sama karakteristikaga nagu liikumise algul, teatud ajaks võib impulsatsioon isegi lakata. Taas lähteasendi saavutab cupula suhteliselt pika aja - 10 - 30 sek. pärast. Poolringkanalite retseptoraparaat on väga kõrge tundlikkusega: juba cupula kalle $0,005^\circ$ võrra võib moduleerida afere ntsete kiudude impulsatsiooni.

3.2. Vestibulaarsüsteemi tsentraalne osa

N. vestibularis'e primaarsed aferentsed kiud lõpevad eelkõige piklikus ajus paiknevates vestibulaartuumades. Mõlemal pool võib eristada nelja üksteisest hästi eraldatavat tuuma: nucleus superior, medialis, lateralis (Deiters) ja inferior. Vestibulaarretseptoritest saadav informatsioon osutub mitteküllaldaseks, et ühest informatsiooni kehaasendist ruumis edastada kesknärvisüsteemi, kuna pea võib kaelaliigese vahendusel liikuda kerest sõltumatult. Kesknärvisüsteem peab saama informatsiooni pea asendist kere suhtes. Vestibulaartuumades on neuraalseid sisendeid, mis ei pärine mitte ainult vestibulaarretseptoritest, vaid ka kaelalihaste, kõõluste ja kaelaliigese retseptoritest. Kui need ühendused välja lülitada, siis tekivad tasakaaluhäired, mis on sarnased labürindi väljalülitamisel tekkinud häiretega. Vestibulaartuumadel on hulgaliselt neuraalseid ühendusi, mis on vajalikud keha tasakaalu säilitavate reflekside käivitamiseks. Need ühendused on järgmised: 1) tractus vestibulospinalis'e kaudu sirutajalihaste gamma-motoneuronitega, osalt ka alfa-motoneuronitega; 2) seljaaju kaelasegmentide motoneuronitega, mis põhimõtteliselt vastab tractus vesti-

bulospinalis'ele; 3) silmalihaste tuumadega, mille kaudu vallanduvad vestibulaarsed silmaliigutused; 4) vastaspoolsete vestibulaartuumadega, mille abil võrreldakse mõlemapoolseid sisen-deid; 5) väikeajuga, eriti archicerebellumiga; 6) formatio reticularis'ega, mis mõjustab üle tractus reticulospinalis'e põ-lüsünaptiliselt gamma- ja alfa-motoneuroneid; 7) suuraju koo-re tagumise tsentraalkääruga üle taalamuse, mis võimaldab saa-da teadlikku akustilist ruumitaju; 8) hüpotaalamusega, mis eten-dab tähtsat osa kinetooside (nn. liikumishaiguste) tekkes. Need rohkearvulised neuraalsed ühendused võimaldavad vestibulaarsüsteemil etendada tähtsat osa vaate- ja tugimootorikas. Siin kulgevad protsessid on seotud ka väikeajuga, kuhu sekun-daarsete vestibulaarsete neuronite kõrval on projitseeritud ka mõningad primaarsed vestibulaarsed aferendid. Nii primaarsed kui ka sekundaarsed vestibulaarkiud lõpevad kui sammalkiud archi-cerebellum'i (nodulus'e ja flocculus'e) sõmerrakkudes, samuti ka paleocerebellum'i osades (uvulus ja paraflocculus'es). Sõmer-rakud erutavad väikeaju Purkinje rakke, kusjuures Purkinje rak-kude aksonid projitseeruvad tagasi vestibulaartuumadesse. See regulatsiooniring tagab vestibulaarsete reflekside peenhääles-tuse. Väikeaju väljalangemisel vabanevad need refleksid pidur-dusest, mille tulemusena tugevneb nüstagm või vallandub nn. spon-taanne nüstagm.

3.3. Vestibulaarrefleksid

Staatilised ja statokineetilised refleksid. Tasakaal säilita-takse ilma teadvuse osavõtuta. Selleks vajalikud refleksid jao-tuvad kahte rühma: 1) staatilised ja 2) statokineetilised ref-leksid. Nende reflekside vallandumises on vastutavad vestibulaarretseptorid ja somatosensoorsed protsessid, eriti need, mis toimuvad kaelapiirkonna proprioretseptorite vahendusel. Staatilised refleksid tagavad keha üksikute osade kindla ase-tuse üksteise suhtes ja keha asendi ruumis. Seepärast nimeta-takse neid hoiaku- ehk poosirefleksideks. Statokineetilised ref-leksid on vastused liikumisärritustele. Üheks tähtsaks stato-kineetiliseks refleksiks on vestibulaarne nüstagm, mis kujutab endast vestibulaarselt vallandatud silmaliigutusi. Nüstagni pu-hul on tegemist kahesuunaliste silmaliigutustega, mis toimu-vad eri kiirusega. Pöörlemisliikumisel liiguvad silmamunad aegla-selt liikumisele vastassuunas ja kiirete nõksatustega (sakaa-

didega) liikumise suunas (joon. 74). Keha pöörlemisel ~~ümb~~ vertikaaltelje haaratakse reaktsiooni praktiliselt ainult horisontaalsed poolringkanalid. Cupula kaldumine mõlemas horisontaalses poolringkanalis kutsub seega esile horisontaalse nüstagmi. Mõlemad nüstagmi komponendid olenevad pöörlemise suunast, s.o. cupula väljakaldumise suunast. Kokkuleppeliselt tähistatakse nüstagmi suunda tema kiire komponendi järgi. Parema nüstagmi puhul on seega kiire komponent suunatud paremale. Pea passiivse pööramise korral tekib vestibulaaraparaadis erutus ning vaateväli nihkub pareast. Mõlemad põhjustavad nüstagmi: vestibulaarne ärritus vestibulaarse ja vaatevälja nihkumine optokineetilise nüstagmi.

3.4. Nüstagmi diagnostiline tähendus

Nüstagmi esilekutsumist enamasti nn. postrotatoorse nüstagmi näol kasutatakse vestibulaaraparaadi funktsionaalse proovina. Vaatlusalune istub pöördtoolil, mis pannakse teatud ajaks ühesuguse kiirusega pöörlema. Seejärel pöördtool järsku peatatakse. Joonisel 70 on näha cupula asend kestva ühtlase liikumise lakkamisel. Järsul seiskumisel kaldub cupula oma tavalisest asendist välja. Kõrvalekaldumise suund seiskumisel on vastupidine pöörlemise algul esineva kõrvalekalde suunale. Kuna igasugune cupula kõrvalekaldumine vallandab nüstagmi, siis toimub see ka pöörlemise järsul lakkamisel, s.o. vallandub postrotatoorne nüstagm. Samaaegsel silmaliigutuste registreerimisel saadakse pilt, mis sarnaneb optokineetilisele nüstagmile. Saadud kõverat nimetatakse nüstagnogrammiks (joon. 74). Postrotatoorse nüstagmi proovi puhul on tarvis visuaalne fikatsioon välja lülitada, kuna vaatemotoorikas domineerivad visuaalsed protsessid vestibulaarsete üle, mistõttu nüstagmi on võimalik alla suruda. Fiksatsiooni väljalülitamiseks kasutatakse Frenzeli prille, millel on tugevad kumerläätsed (+20 dptr) ja valgustus. Need prillid suurendavad ühtlasi ka silmaliigutusi. Nii saab arst jälgida hästi patsiendi silmi.

Nüstagmi võib vallandada ka horisontaalse poolringkanali termilise ärritamisega (joon. 75). Eeliseks on see, et saame mõlemapoolset vestibulaaraparaati uurida eraldi. Istuval patsiendil kallutatakse pea 60° võrra tahapoole, et horisontaalsed poolringkanalid asuksid vertikaalasendis. Seejärel loputatakse välimist kuulmekäiku külma või sooja veega. Poolringkanali väli-

mine kaar asub väga lähedal kuulmekäigule. Seetõttu ta kas jahutub või soojeneb üsna hõlpsasti. Soojenenud endolümf on kergem ja tõuseb üles, tekib endolümfi voolamine, mis omakorda tingib cupula kõrvalekaldumise ja lõpuks ka nüstagmi. Seda nüstagmi liiki nimetatakse kaloriliseks ehk termiliseks nüstagniks, kuna nüstagmi vallandavaks teguriks on temperatuuri muutus. Sooja veega loputus vallandab nüstagmi samale poole, külma veega loputus aga vastaspoolele. Termilise nüstagmi aeglane faas vallandatakse vestibulaarsüsteemi poolt, kuna kiire komponendi tingib ajusilla piirkonna retikulaarformatsioon.

3.5. Vestibulaaraparaadi talitluse häired

Vestibulaaraparaadi tugeva erutusega kaasub halb enesetunne, oksendamine, iiveldus, higistamine, pulsisisageduse tõus jne. Kokku nimetatakse neid nähtusi kinetoosideks. Kinetoosid tekivad siis, kui organismile mõjub harjumatu ärrituste kompleks (kiikumine, sõitmine merel, autosõit vahelduvate tõusude ja langustega kurvivilisel maanteel, s.o. mägismaal jne.). Erinevused optiliste aistingute ja vestibulaaraparaadi informatsiooni vahel kutsuvad hõlpsasti esile kinetoosi. ~~Indikatel~~ ja labürindita patsientidel kinetoose ei täheldata. Ühe labürindi akuutne väljalangemine põhjustab iivelduse, oksendamise, higistamise, peapöörituse ja nüstagmi tervele poolele. Samuti esineb kalduvus kukkumiseks haigele poolele. Krooniline labürindi väljalangemine kompenseeritakse teiste meeleeelundite talitlusega (näiteks visuaalsete ja taktililsete protsessidega). Pimedas osutuvad häired aga taas märgatavateks.

Mõlemapoolne labürindi akuutne väljalangemine esineb inimesel harva. Loomadel tehtud katsete põhjal avalduvad labürindi kahepoolisel väljalangemisel kinetoosisümptomid märgatavalt vähem kui akuutsel ühepoolisel väljalangemisel, kuna sel puhul puuduvad vestibulaarsed protsessid mõlemal pool ning tegemist on taas sümmeetriaga.

4. Maitsmis- ja haistmisanalüsaator

Üldiseloomustus. Maitsmine ja haistmine põhinevad spetsiaalsete meelerakkude kõrgel selektiivsel tundlikkusel teatud keemiliste ainete suhtes. Maitsmis- ja haistmiselundi rakud töötavad kui eksteroretseptorid, mille reaktsioonid mitmesuguste ainete molekulidega annavad olulist informatsiooni teatud ise-

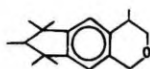
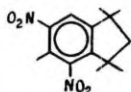
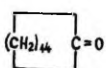
loomuga välisärritustest. Teised kemoretseptiivsed rakud talitlevad kui interoretseptorid (näiteks retseptorid hapniku mõtlemiseks. Maitsmist ja haistmist on võimalik iseloomustada ning eristada morfoloogiliste ja füsioloogiliste kriteeriumide abil. Ülevaate nn. keemilise meele jaotamisest ja tema iseloomustuse annab alljärgnev tabel.

	Maitsmine	Haistmine
Retseptorid	Sekundaarsed meele- rakud	Primaarsed meelerakud. V (IX ja X) peanärvi lõpped
Retseptorite paiknemine	Keelel	Nina- ja neeluruumis
Aferentsed peanärvid	VII ja IX peanärv	I, V (IX, X) peanärv
Keskused	1. <u>Medulla oblongata</u> 2. <u>Ventraalne taa- lamus</u> 3. <u>Suuraju koore gyrus postcentralis</u> Ühendused hüpotaalamusega	1. <u>Bulbus olfactorius</u> 2. <u>Lõppaju (area praepiriformis)</u> Ühendused limbilise süsteemi ja hüpotaalamusega
Adekvaatne ärritaja	Orgaaniliste ja anorgaaniliste ainete molekulid, enamasti mittelenduvad ained. Ärritusallikas meelelundi lähedal või sellega otseseks kontaktis	Peaaegu eranditult orgaanilised lenduvad gaasilised ained, mis esmalt on direktselt retseptoritel vedelas faasis lahustunud. Ärritusallikas ei paikne enamasti meelelundi lähedal
Kvalitatiivselt eristatavate ärrituste hulk	Väike, 4 põhikvaliteeti	Väga suur (mõned tuhanded), arvukad raskelt piiritletavad kvaliteetide klassid
Absoluutne tundlikkus	Väike, vähemalt 10^{16} ja enam molekuli 1 ml lahuses	Mõnede ainete suhtes väga kõrge (10^7 molekuli 1 ml õhus, loomadel aga $10^2 - 10^3$ molekuli)
Bioloogiline tähendus	Lähimeel, toidukontroll, toidu võtmise ja töötlemise regulatsioon (süljerefleksid)	Kaug- ja lähimeel, keskonna kontroll (hügieeniline eesmärk), toidukontroll. Loomadel toidu otsimine, kommunikatsioon, paljunemine

Erinevalt teistest meeleelunditest on maitsmis- ja haistmiselundil tugev adaptatsioonivõime. Erutus aferentsetes teedes väheneb märgatavalt juba ärrituste ajal, seepärast kaob haist-

mistaju sageli juba peale lühiajalist viibimist mingisuguse lõhnaga keskkonnas. Keemilisele meelele on iseloomulik väga kõrge tundlikkus mõningate ärrituste suhtes.

Primaarprotsessid ja keemiline spetsiifilisus. Ärrituse puhul on esimeseks protsessiks molekulide kontakteerumine retseptorirakkude proteiiniga. Retseptorirakud reageerivad väga selektiivselt kindlate ainetega, kusjuures oluline on substraadi struktuur. Juba üsna väike struktuuri muutus võib viia kas selle substraadi toime kvaliteedi muutusele või koguni muuta substraadi toimetuks. Aine molekulide toimes etendavad nähtavasti osa sellised tegurid nagu molekuli suurus (näiteks ahela pikkus) ja elektriliste laengute jaotus molekulis (näiteks funktsionaalsete rühmade paigutus). Senini on selgusetu, miks põhjustavad väga erineva keemilise struktuuriga molekulid ühesuguse haisteaistingu. Nii lõhnavad näiteks, vaatamata erinevale struktuurile, kolm järgmist ühendit muskuse sarnaselt:



Arvatakse, et retseptorirakkudel on teatud ainerühmade jaoks olemas kindlad spetsiifilised alad (kohad), mille poolt räägivad partsiaalse anosmia juhud (osa haistekvaliteete on välja langenud). Sama kinnitab ka mõnede droogide selektiivne toime maitseelundile. Kui manustada keelele india taimest (Gymnema silvestre) saadud ainet kaaliumgümnamaati, siis kaob magusa maitse: suhkur „maitseb nagu liiv“. Lääne-Aafrikas kasvava taime Synsepalium dulcificum'i viljas sisaldub proteiin, mis muudab hapu maitse magusaks: sidrun maitseb nagu apelsin. Kokaiini manustamisel keelele langeb kõigepealt välja mõru aisting, seejärel magusa ja soolase ning lõpuks hapu aisting.

4.1. Maitsmismeele

Retseptorid ja neuronid. Maitserakud paiknevad täiskasvanul keele ülemisel pinnal. Nad moodustavad keelepapillide epiteeliks koos tugirakkudega maitsepungad (joon. 76 ja 77). Suured vallpapillid sisaldavad kuni 200 pungat, väikesed seen- ja lehtpapillid keele eesmistes ja külgmistes osades sisaldavad maitsepungi vähem. Maitsepungade koguarv ulatub täiskasvanul mõne tu-

handeni. Maitsepungi katab sekreet, mida valmistatakse papillide vahel paiknevates näärmetes. Maitseraku ärritustundlikkus osas on sopistunud mikrohatud, mis paiknevad ühises ruumis. Viimane avaneb poori kaudu papilli pinnale. Molekulid satuvad difusiooni teel läbi poori maitseraku. Nagu teisedki sekundaarsed retseptorirakud, genereerivad maitserakud ärritamisel retseptoripotentsiaali. Maitserakud on sünaptiliselt ühendatud peanärvide aferentsete kiududega, mille kaudu retseptoris vallandunud erutus juhitakse edasi kõrgematesse keskustesse (joon. 78). Eesmisest ja külgmisest keeleosast pärinevad aferentsed kiud kulgevad chorda tympani's (n. facialis'e haru), keele tagumisest osast pärinevad kiud aga n. glossopharyngeus'es. Oma harunemise tõttu võib üks aferentne närvikiud juhtida erutusimpulssi mitme maitsepunga retseptorirakkudest. Maitserakud ketenduvad tugevasti. Iga maitserakk asendatakse 10 päeva tagant uuega, kusjuures aferentse kiu spetsiifilisus säilib ka pärast uue rakuga seostumist.

Maitserakkude ja -kiudude reaktsioonid. Mõned maitserakud reageerivad paljude maitse kvaliteetide toimele (joon. 79). Samasuguse pildi annab erutusimpulsside jälgimine mõnedes närvikiududes (joon. 80). Seda spetsiifilist erutusmustrit nimetatakse ka „maitseprofiiliks”. N. glossopharyngeus'es leidub rohksti kiude, mis erutuvad kergesti mõruainete toimetel, n. facialis'es aga kiude, mis erutuvad kergesti soolase, magusa ja hapu toimetel. Teistele, mittespetsiifilistele maitse kvaliteetidele reageerivad nad nõrgemini. Näiteks kiudude rühm, mis reageerib tugevasti soolasele, reageerib tunduvalt nõrgemini magusale. See maitse spetsiifiline erutus erinevates närvikiurühmades on informatsiooniks maitse kvaliteetide kohta, s.o. molekulide liigi kohta. Kõikide vastavate kiudude koguerutus annab informatsiooni ärrituse intensiivsuse, s.o. molekulide kontsentratsiooni, kohta.

Tsentraalsed neuronid. N. facialis'e ja n. glossopharyngeus'e maitsekiud lõpevad piklikus ajus paiknevas nucleus solitarius'es, mille neuronite aksonid kulgevad lemniscus medialis'e koosseisus taalamuse nucleus ventralis posterolomedialis'e piirkonda. Kolmanda neuroni aksonid kulgevad läbi capsula interna ja lõpevad suuraju koore gyrus postcentralis'e alaosas. Informatsiooni töötluseks suureneb nendes keskustes järjest kitsa maitse spetsiifilisusega neuronite hulk. Suuraju koores leidub

kindel hulk rakke, mis reageerivad ainult ühele maitse kvaliteedile. Teised neuronid reageerivad lisaks maitsele ka termilistele ja mehhaanilistele ärritustele.

Maitse kvaliteedid. Inimene eristab peamiselt 4 maitset: magusat, soolast, haput ja mõru. Alljärgnev tabel annab ülevaate iseloomulike maitse kvaliteetidega ainetest ja nende toimest inimese maitsemismeelele.

Kvaliteet	Aine	Maitsemis lävi (mool/l)
Mõru (kibe)	Kiniinsulfaat	0,000008
	Nikotiin	0,000016
Hapu	Soolhape	0,0009
	Sidrunhape	0,0023
Magus	Sahharoos	0,01
	Glükoos	0,08
	Sahhariin	0,000023
Soolane	Naatriumkloriid	0,01
	Kaltsiumkloriid	0,01

Magusa maitsega on naturaalsed suhkrud, nagu sahharoos või glükoos, soolaselt maitseb keedusool (naatriumkloriid). Teised soolad, näiteks kaaliumkloriid, maitsevad küll soolaselt, kuid on samal ajal ka mõru (kibeda) maitsega. Taolised segaaistingud (vastavalt ainete sisaldusele) on iseloomulikud paljudele naturaalsele maitseärritustele. Näiteks maitseb apelsin magusana ja hapuna, greipfruut ehk pomelmuus hapuna, magusana ja kibedana. Hapuaained on happed, mõruained on paljud taimsed alkaloidid. Keelel on võimalik piiritleda spetsiifilisi maitsetundlikke alasid. Mõruärritus toimib eeskätt keelepäralt, teised kvaliteedid aga keele külgedel ja tipul, kus nad veel üksteisega kattuvad (joon. 76). Üksi aine keemilise omadusega ei saa tema maitsetoimet seletada. Nii on suhkrute kõrval magusa maitsega ka pliisoolad. Kõige toimivam magusaine on kunstlik magusaine - sahhariin. Aine aistingukvaliteet sõltub lisaks ka aine kontsentratsioonist. Nii maitseb keedusool nõrkades kontsentratsioonides magusana ja alles kõrgemates kontsentratsioonides ilmneb puhas soolane maitse. Silmatorkavalt kõrge on maitsemis-

meele tundlikkus mõruainete suhtes. Kuna mõrud ained on sageli mürgised, siis võimaldab see neid vees ja toidus avastada juba väikestes kontsentratsioonides. Tugev mõruärritus vallandab kergeti iivelduse ja okserefleksi. Maitseäistingute nn. hedoonilised (mõnulised, naudingulised) komponendid varieeruvad tugevasti, sõltudes sellest, kuivõrd organism on vastava ainega varustatud. Nii on soolavaeguse puhul meelepärane küllaltki kõrge soolakontsentratsioon toidus (toidule lisatakse soola juurde), kuigi tavalises olukorras loobutaks sellisest toidust kui ülesoolatust.

Imetajate maitsemeel on üsna ühesuguselt organiseeritud. Käitumiskatsed on näidanud, et nad võivad eristada samu maitse kvaliteete, mis inimesegi. Erutuse uurimine üksikkiududes on võimaldanud loomadel kindlaks teha ka selliseid maitse kvaliteete, mille eristamiseks inimesel võime puudub. Nii on kassil kindlaks tehtud nn. „veekiud“, mis erutuvad ainult vee suhu šattumisel või edastavad „maitseprofiili“, milles teiste kvaliteetide kõrval on ärritajaks ka vesi.

Maitsemismeele bioloogiline tähendus. Maitsemismeele bioloogiline osa väljendub toidu valiku kõrval ka seedimisprotsessides. Mitmesugused ühendused ja seosed vegetatiivsete efektoritega võimaldavad reflektorselt reguleerida seedenäärmete sekretsiooni. Seejuures ei mõjustata maitseärrituste kaudu mitte ainult sekreeidi hulka, vaid vastavalt toidu iseloomule ka ~~nõrke~~ koostist. Vanemas eas maitsemismeele tundlikkus väheneb. Maitsemisvõimet vähendavad samuti mitmesuguste droogide (nagu kofeiin) kasutamine ja tugev suitsetamine.

4.2. Haistmismeel

Nina limaskestast pinda suurendavad ninaõõne külgedelt väljaulatuvad ninakarvikud. Meelerakke sisaldav regio olfactoria piirduv peamiselt ülemise ninakarvikuga.

Retseptorid. Haisterakkudel kui primaarsetel bipolaarsetel meelerakkudel on kaks jätket. Apikaalselt paikneb ripsmetega kaetud dendriit, basaalselt väljub akson (joon. 83).

Ripsmed, mis on oma ehituselt modifitseerunud kinoripsmed, on kaotanud aktiivse liikumisvõime ja asuvad haistepiteeli katvas limakihis. Lõhnaained satuvad hingamisõhuga ripsmembraanile, kus toimub lõhnaaine molekulide ja retseptori seostumine. Aksonid moodustavad kimbu (fila olfactoria) ja suunduvad bul-

bus olfactorius'se. Kogu limaskestas on peale selle veel n.trigeminise (kolmiknärvi) vabu närvilõpmeid, mis reageerivad ka osalt lõhnaärritusele. Neeluruumis võtavad haisteärritusi vastu n.glossopharyngeus'e ja n.vagus'e kiud (joon. 81). Kuivamist vältiv limakiht uuendatakse pidevalt kinoripsmete sekretoorse tegevuse tulemusena. Lõhnaainete transport toimub perioodiliselt sissehingamise (inspiiriumi) ajal nina väliskäigu kaudu. Väheses ulatuses toimub lõhnade difusioon haisteepiteelini suuõõnest ninakäikude kaudu. Seetõttu saadakse söömisel maitse- ja haisteastingutest segaaisting, mis on väga oluline toidu maitse tajumiseks (näiteks nohu puhul on maitseastingud märgatavalt nõrgenenud). Nuusutamisel, mis on eriti väljendunud paljudel imetajatel, suureneb õhuvool ninna ning koos sellega satub haisteepiteeliga kontakti suurem hulk ärritava aine molekulid. Kokku sisaldab inimese regio olfactoria, mille pind on ca 10 cm^2 , ümmarguselt 10^7 retseptorit. Teistel selgroogsetel on retseptorite arv suurem (näiteks lambakoeral $2,2 \cdot 10^8$ retseptorit). Nii maitse- kui haisterakud asenduvad pidevalt, mistõttu kõik rakud pole korraga talitlusvõimelised.

Selgroogsete haisteepiteelilt on võimalik läviärrituse puhul registreerida aeglast kompleksse kujuga potentsiaali, mille amplituud on mõni millivolt. See elektroolfaktogramm kujutab endast nagu elektoretinogrammigi summaarse potentsiaali registreerimist (joon. 82). Elektroolfaktogrammi analüüs ei võimalda iseloomustada üksikute retseptorite omadusi. Selgroogste üksikult haisterakult on õnnestunud potentsiaali registreerida üsna vähe. Saadud kõverad on näidanud, et haisterakkude spontaansaktiivsus on väga madal (mõned impulsid sekundis) ja võib olla esile kutsutud paljude ainete poolt. Haisteprofiilide registreerimise andmetel võib koostada üksikute haisterakkude reaktsioonispektrid.

4.2.1. Lõhnakvaliteetid

Inimene võib haistmise teel eristada tuhandeid erinevaid lõhnaaineid. Haisteastinguid on võimalik klassifitseerida sarnasuse alusel rühmadesse. Haistekvaliteetid pole nii teravalt eristatavad nagu maitsekvaliteetid. Sõltuvalt autorist on haistekvaliteetide arv seetõttu üsna varieeruv. Haistekvaliteetide ja ainete keemilise ehituse vahelised seosed on veelgi vähem väljendunud kui maitsemeele puhul. Haistekvaliteete iseloomusta-

takse lõhnaklasside kaudu. Lõhnaklassid antakse tavaliselt lõhnaaine loodusliku allika või tüüpilise esindaja järgi ning neid iseloomustatakse nn. standardlõhna kaudu. Alljärgnevalt toodud tabel on koostatud Amoore'i ja Skramliku järgi.

Lõhnaklass	Tuntud, esindav ühend	Mille järel lõhnab	Standard
Lillelõhnaline	Geraniool	Roos	α -1- β -fenüül-etüülmetüülkarbinool
Eeterlik	Bensüülatsetaat	Pirn	1,2-diklooretaan
Muskuse-sarnane	Muskus	Muskus	1,5-hüdroksü-pentadekaan-happelaktoon
Kamprisarnane	Kineool, kamper	Eukalüpt	1,8-kineool
Roisulõhnaline	Väävelvesinik	Mädamuna	Dimetüülsulfiid
Teravalõhnaline	Sipelghape, äädikhape	Äädikas	Sipelghape

Lõhnaainete kvaliteediklassidesse jaotamise neurofüsioloogilised alused puuduvad. Lõhnaainete klassifikatsiooni aluseks on olnud inimeselt saadud andmed, mida kinnitavad osalise anosmia (haistmisvõimetuse) puhul saadud tähelepanekud. Anosmia puhul on lõhnaainete tajumise lävi väga tugevasti kõrgenenud. Osaline anosmia võib tingitud olla ka geneetilistest põhjustest.

Lähtudes inimese haisteaistingutest võib järeldada, et nina limaskestas lõppevad n.trigeminuse kiud reageerivad lõhnaainetele ja vallandavad lõhnaaistingu samuti nagu n.vagus'e ja n.glossopharyngeus'e lõpmed neeluruumis. Need lõhnaaistingud säilivad ka pärast haistepiteeli väljalangemist (näiteks katarride, kasvajate, vigastuste jne. puhul). Niisugustel hüposmia juhtudel on haistelävi normaalsega võrreldes tunduvalt kõrgenenud.

4.2.2. Haistemeele tundlikkus

Inimese haistemeele tundlikkus on võrdlemisi suur. Alljärgnevas tabelis on antud kahe aine - võihappe ja butüülmerkaptaan - lävikontsentratsioonid, mille puhul inimesel tekib lõhnaaisting.

Aine	Molekule 1 ml õhus	Lahjendus
Võihape	$2,4 \cdot 10^9$	$1 : 10^{10}$
Butüülmerkaptaan	10^7	$1 : 2,7 \cdot 10^{12}$

Väga madala kontsentratsiooni puhul ilmneb mittespetsiifiline aiating ning alles kõrgemate kontsentratsioonide puhul saadakse aine lõhna spetsiifiline aisting. Nii pole skatooli lõhnale aine madala kontsentratsiooni puhul ebameeldiv, kuid ületanud teatud kontsentratsiooni, muutub ta tüüpiliseks väga vastikulõhnaliseks aineks. Seepärast eristatakse veel tajumis- ja äratundmisläve.

4.2.3. Tsentraalne signaalitöötlus

Bulbus olfactorius moodustub histoloogiliselt mitmest kihist, mis omakorda koosnevad kindlat tüüpi rakkudest. Viimastel võib sedastada tüüpilisi ühendusi neuronite jätketega. Informatsiooni töötlemise iseloomulikeks tunnusteks bulbus olfactorius'es on: 1) haisterakkude tugev konvergents nn. mitraalrakkudel, mis on haistetee teised neuronid; 2) hästi väljendunud pidurdusmehhanismid; 3) siseneva erutuse eferentne kontroll.

Umbes 1000 haisteraku aksonid lõpevad glomerulustes mitraalrakkude primaarsetel dendriitidel (joon. 84). Nendel dendriitidel moodustavad periglomerulaarsed rakud retsiprooksed dendrodendriitilised sünapsid. Nendele rakkudele suunatud sünapsid toimivad erutavalt, mitraalrakkudele suunatud aga pidurdavalt. Periglomerulaarsete rakkude aksonid lõpevad naaberglomerulite mitraalrakkude dendriitidel. Sellise struktuurse korralduse tõttu on võimalik lokaalse dendriitilise vastuse modulatsioon, mis toimub nn. enesepidurduse vahendusel. Mitraalrakkude impulsside moodustamist kontrollitakse samuti retsiprooksete dendrodendriitiliste sünapside kaudu, mis moodustavad sõmerrakkude ja mitraalrakkude sekundaarsete dendriitide vahel. Jälle toimivad mitraalrakkude suunatud sünapsid pidurdavalt. Retsiprooksed sünapsid seega on periglomerulaarsete rakkude puhul enesepidurduse kanaliks. Peale selle on sõmerrakud seotud mitraalrakkude kollateraalse ja mitmesugust päritolu eferentsete aksoni-

tega. Osa tsentrifugaalsetest kiududest tuleb commissura anterior'i vastaspoolsest bulbus olfactorius'est.

Tsentraalsed ühendused. Mitraalrakkude aksonid moodustavad tractus olfactorius lateralis'e, mis suundub suuraju area prepiriformis'esse ja lobus piriformis'esse. Need piirkonnad seostuvad omakorda hippocampus'ega ja üle mandeltuuma hüpotaalamuse vegetatiivsete tuumadega. Haisteärritusele reageerivaid neurone võib sedastada ka formatio reticularis mesencephali'ses. Vahetu seos limbilise süsteemiga viitab haistetajude tugevale emotsionaalsele komponendile. Lõhnaaistingud võivad üsna hõlpsasti vallandada naudingut või norutunde, mis võib organismi afektseisundi vastavalt ümber muuta. Loomariigis etendavad haisteärritused märgatavat osa paljunemise regulatsioonis. Loomkatseis on näidatud, et haistetee neuronite vastused sõltuvad testosterooni annustest. See näitab, et haistesüsteemi erutusprotsessid on allutatud ka suguhormoonide toimele.

K I R J A N D U S

- Ganog, W.F.: Lehrbuch der medizinischen Physiologie. Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag, 1974.
- Gauer, O.-H., Kramer, K., Jung, R. (Hrsg.): Physiologie des Menschen. Bd. 12: Hören, Stimme, Gleichgewicht. München, Urban und Schwarzenberg Verlag, 1972.
- Kornhuber, H.H., Aschoff, J.C. (Hrsg.): Somato-sensory Systems. Stuttgart, Georg Thieme Verlag, 1976.
- Lennerstrand, G. (Ed.): The oculomotor system. New York-London, Academic Press, 1975.
- Lullies, H., Trincker, D.: Taschenbuch der Physiologie. Bd. III: 1 und 2. Stuttgart, Fischer-Verlag, 1975, 1977.
- Rüdiger, W. (Hrsg.): Lehrbuch der Physiologie. 3., überarbeitete Aufl. Teil II. Berlin, VEB Verlag Volk und Gesundheit, 1978.
- Schmidt, R.F. (Hrsg.): Grundriß der Sinnesphysiologie. Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag, 1977.
- Schmidt, R.F., Thews, G. (Hrsg.): Physiologie des Menschen. 19. Aufl. Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag, 1977.
- Галперин С.И.: Физиология человека и животных. М., Высшая школа, 1977.
- Руководство по физиологии. Физиология сенсорных систем. Часть I. Л., Наука, 1971.
- Руководство по физиологии. Физиология сенсорных систем. Часть II. Л., Наука, 1972.
- Руководство по физиологии. Физиология сенсорных систем. Часть III. Л., Наука, 1975.
- Физиология человека. Под общ. ред. Е.Б.Бабского. М., Медицина, 1972.
- Физиология человека. Под общ. ред. Н.В.Зимкина. М., Физкультура и спорт, 1975.

S I S U K O R D

I. RETSEPTSIOONI ÜLDISED ALUSED	3
1. Meeleelundite füsioloogiline tähtsus	3
2. Meeleelundite tekkimine ja arenemine	3
3. Leninlik peegeldusteeooria ja sensoorsete süsteemide talitlus	4
4. Füsioloogilise idealismi kriitika leninliku peegeldusteeooria alusel	5
5. Pavlovlik ettekujutus analüsaatoritest	6
6. Analüsaatorite retseptoorne osa	7
6.1. Retseptorid ja nende klassifikatsioon	7
6.2. Adekvaatsed ja inadekvaatsed ärritajad	9
6.3. Läviärritus	10
6.4. Erutuse tekkimise mehhanism retseptorites	11
7. Analüsaatorite juhteosa	12
7.1. Spinaalse taseme organisatsioon	13
7.2. Trigeeminuse tuum	15
7.3. Taalamus	15
8. Analüsaatorite kortikaalne osa	16
8.1. Aferentsete teede tsentrifugaalne kontroll	17
8.2. Suuraju koore sensoorsed funktsioonid	19
9. Analüsaatorite ärritatavus ja labiilsus	20
10. Ärrituse tugevuse ja aistingu intensiivsuse vahekorrad	22
11. Retseptorite ja analüsaatorite adaptatsioon	23
12. Informatsiooni kodeerimine kesknärvisüsteemis	24
II. ANALÜSAATORITE ERIFÜSIOLOOGIA	26
1. Nägemisanalüsaator	26
1.1. Silma dioptriline aparaat	27
1.2. Dioptrilise aparadi regulatsioon	28
1.3. Akommodatsioon	29
1.4. Silma optilised vead ja refraktsioonianomaaliad.	30
1.5. Valgussignaali vastuvõtmine ja trans- formatsioon võrkkestas	33
1.6. Signaalitöötlus tsentraalses nägemissüsteemis.	39
1.6.1. Tsentraalsed nägemisteed	39

1.6.2. Signaalitöötlus colliculi superiores'tes . . .	39
1.6.3. Signaalitöötlus corpus geniculatum laterale's	39
1.6.4. Signaalitöötlus visuaalses korteksis	40
1.6.5. Kuju (vormi) tajumise neuraalsed alused	41
1.7. Nägemisteravuse määramine	42
1.8. Nägemisvälja määramine (perimeetria)	42
1.9. Binokulaarne nägemine	43
1.10. Värvide nägemine ehk värvitaju	44
1.11. Silmaliigutused, liikumistaju ja nägemise sensomotoorne integratsioon	47
2. Kuulmisanalüsaator	51
2.1. Kuulmisärrituste füsioloogiline iseloomustus	51
2.2. Kuulmise anatoomilised alused	52
2.3. Kuulmisaistingute iseloomustus	54
2.4. Keskkõrva ülesanded	56
2.5. Heli levimine sisekõrvas	57
2.6. Tsentraalne auditiiivne süsteem	59
2.7. Kuulmisvõime uurimine	62
3. Tasakaaluanalüsaator	64
3.1. Vestibulaarsüsteemi perifeerne osa	64
3.2. Vestibulaarsüsteemi tsentraalne osa	67
3.3. Vestibulaarrefleksid	68
3.4. Nüstagmi diagnostiline tähendus	69
3.5. Vestibulaaraparaadi talitluse häired	70
4. Maitsmis- ja haistmisanalüsaator	70
4.1. Maitsmismeel	72
4.2. Haistmismeel	75
4.2.1. Lõhnakvaliteedid	76
4.2.2. Haistmismeele tundlikkus	77
4.2.3. Tsentraalne signaalitöötlus	78
K I R J A N D U S	80

Эльмар В а с а р.

РЕЦЕНЗИЯ.

Учебное пособие для студентов
медицинского факультета.

На эстонском языке.

Тартуский государственный университет.
ЭССР, 202400, г.Тарту, ул. Калликооли, 18.

Vastutav toimetaja E. Hansson.
Paljundamisele antud 04.11.1980.

Formaat 30x42/4.

Kirjutuspaber.

Masinakiri. Rotaprint.

Tingtrükipoognaid 4,88.

Arvestuspoognaid 5,0. Trükipoognaid 5,25.

Trükiarv 1500.

Tell. nr. 1193.

Hind 15 kop.

TRÜ trükikoda, ENSV.

202400 Tartu, Palsoni t. 14.

15 коп.